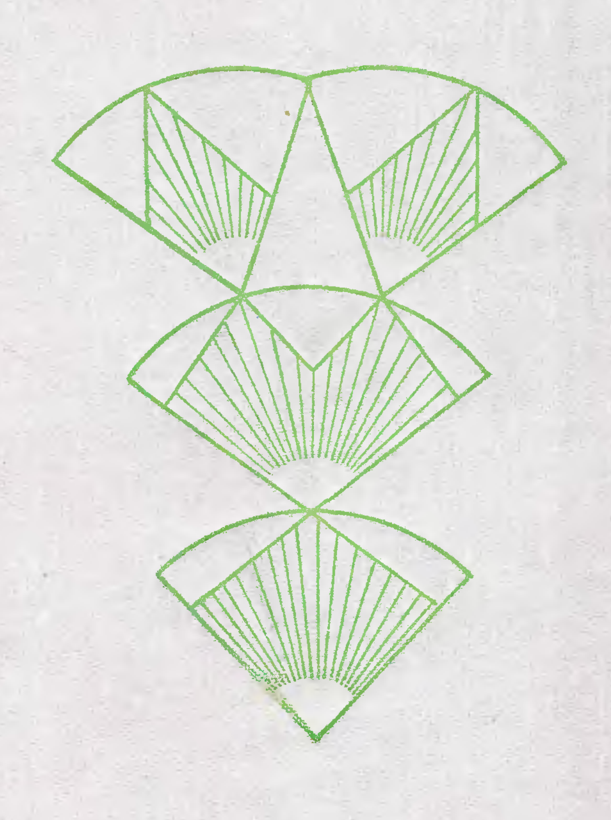
Н. В. ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ
Н. Н. ВОРОНЦОВ
А. В. ЯБЛОКОВ

КРАТКИЙ ОЧЕРК ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ



ПРЕДИСЛОВИЕ

Написав в 1969 г. «Краткий очерк теории эволюции», мы увидели, что эта книга во многом — и по структуре и по приводимому материалу — отличалась от появившихся за последние три десятилетия многочисленных изданий, посвященных изложению основ эволюционного учения. Поэтому нам было особенно приятно предложение известного немецкого издательства Густава Фишера (Иена) перевести ее на немецкий язык, сделав книгу доступной значительно более широкому кругу заинтересованных читателей в разных странах. Этот перевод и был осуществлен в 1975 г.

Перерабатывая книгу для второго (немецкого) издания, мы не только сделали некоторые исправления и добавления, но и внесли кое-что новое и произвели ряд существенных перестановок, оправданных логикой изложения, а также заменили часть иллюстраций.

Сейчас, спустя почти 10 лет после первого издания книги, мы пришли к выводу о целесообразности ее дальнейшей переработки. Основным направлением такой переработки нами было выбрано существенное сокращение текста, с одной стороны, за счет материалов, не имеющих прямого отношения к собственно *теории* эволюционного процесса, а с другой — за счет дальнейшей концентрации внимания на микроэволюции как основе протекания эволюционного процесса. Таким образом, настоящая книга является фактически третьим и вторым русским сокращенным и частично переработанным изданием «Краткого очерка теории эволюции».

При внесении в текст изменений, дополнений и исправлений нами были учтены некоторые ценные замечания, высказанные как в появившихся рецензиях на первые издания, так и в письмах, полученных авторами от коллег и друзей. Всем авторам таких замечаний мы приносим сердечную благодарность, особенно В. В. Алпатову, Ф. Г. Добржанскому, И. С. Гребенщикову, Л. А. Зенкевичу, Д. А. Криволуцкому, А. Г. Лангу, А. А. Любищеву, Ф. Майнксу, Н. Н. Медведеву, Э. Олсону, Ю. И. Полянскому, Б. Реншу, Я. И. Старобогатову, А. Л. Тахтаджяну и П. В. Терентьеву, а также инициатору и редактору немецкого издания Х. Штуббе.

Нам кажется важным сразу же подчеркнуть две особенности этой книги. Первой особенностью является относительно краткое изложение проблем эволюционной математики и эволюции «на молекулярном уровне». Авторы совершенно сознательно сделали это в связи с двумя соображениями: во-первых, вопросам эволюционной математики и вовлечению молекулярного уровня в эволюционную проблематику за последнее время посвящается все большее число книг, а во-вторых, основным содержанием и предметом дискуссий в области теории эволюции в настоящее время должен быть, по нашему мнению, собственно биологический материал. Нам приятно отметить, что эту точку зрения в своей рецензии поддержал Ф. Г. Добржанский.

Второй особенностью книги является то, что мы излагаем эволюционные взгляды и концепции, разделяемые нами без развернутой критики других точек зрения. В тех же случаях, когда позитивное и достаточно последовательное и цельное решение тех или иных эволюционных проблем еще не представляется возможным, мы сознательно избегали рассмотрения в данном очерке таких проблем (это относится, например, к проблеме эволюционного прогресса).

ВВЕДЕНИЕ

В этой книге читатель найдет лишь основные вехи истории эволюционных идей. Здесь не пересказывается учение Ч. Дарвина — его следует читать в оригинале, а не пересказывать «адаптированным текстом». В отличие от многих обзорных книг по эволюции в этой книге не приводится доказательств существования эволюционного процесса. Факт развития органического мира на Земле ныне вряд ли может вызывать сомнения.

Целью этой книги является краткое изложение закономерностей эволюционного процесса, как мы их себе представляем сегодня — через сто с лишним лет после выхода в свет труда Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора или выживание наиболее приспособленных в борьбе за жизнь» (1859).

Чрезмерно узкая специализация сужает кругозор ученого и тем самым наносит ущерб его собственной научной работе. Слабое знакомство многих представителей дисциплин молекулярно-биологического профиля с теорией эволюции и тем фактическим материалом, на котором она основана, столь же вредно для развития биохимии, биофизики, вирусологии и цитологии, сколь пагубна неосведомленность зоологов, анатомов, палеонтологов и ботаников в элементарных вопросах современной молекулярной биологии и генетики.

Наша книга рассчитана не только на биологов, но и на представителей других дисциплин — математиков, физиков, медиков, химиков и всех, кто интересуется эволюционной проблематикой. В книге мы старались показать, что такой интерес оправдан заботой о ближайшем будущем развития человечества в биосфере Земли. Мы отнюдь не пытаемся дать полное изложение существовавших и существующих точек зрения и лежащего в их основе эволюционного материала. Мы также не пытаемся дать исчерпывающую монографию определенного этапа развития или раздела эволюционного учения. Совершенно сознательно мы избрали третий путь: изложить нашу, неизбежно субъективную, точку зрения на современное состояние эволюционного учения. В связи с тем, что книга не является учебником, необходимо дать общую точку зрения авторов на значение эволюционного учения в со-

временной биологии и упомянуть об основных этапах исторического развития эволюционных идей (ч. I), подчеркнув особое положение и значение Ч. Дарвина, создавшего эволюционную теорию в естественнонаучном смысле. Для желающих более подробно ознакомиться с вопросами, лишь кратко обсуждаемыми в вводной части книги, нами приводится в списке литературы перечень основных работ в этой области.

Мы приняли решение сделать стержнем всей книги изложение современного учения о микроэволюционном процессе (ч. II). Это дает возможность рассмотреть затем большинство классических эволюционных феноменов в свете современных эволюционно-генетических представлений. Учение о микроэволюционных процессах является тем разделом эволюционного учения, который зародился в конце первой четверти нашего века. Учение о микроэволюции является синтезом классического эволюционного учения и достижений современной генетики; кроме того, этот раздел эволюционного учения характеризуется тем, что его развитие связано с комплексным изучением вполне обозримых пусковых процессов эволюции силами генетиков, цитологов, физиологов, морфологов, систематиков, биогеографов и исследователей, изучающих динамику популяционных процессов в природе. Ряд возможных направлений и разделов микроэволюции еще только начинает изучаться или совсем еще не затронут исследователями; к таким разделам, например, относится изучение в эволюционном аспекте сообществ живых организмов и биогеоценозов.

В III части книги мы рассматриваем основные эволюционные явления и результаты эволюции с современных, в основном микроэволюционных, точек зрения. Конечно, мы и тут, во-первых, не претендуем на исчерпывающую полноту, а во-вторых, не можем пока проанализировать все подлежащие изучению микроэволюционные феномены на одинаковом, достаточно глубоком уровне.

В заключительной части книги дается краткое изложение с эволюционных позиций одной из основных и практически важнейших проблем современного естествознания — проблемы взаимоотношений растущего численно и в своей промышленно-технической мощи человечества с биосферой Земли, являющейся его средой обитания.

Неизбежно то, что ряд вопросов в книге не решается, а только ставится. Главная задача этой книги — попытка оживить интерес к современному эволюционному учению не только среди биологов, но и в кругах представителей смежных дисциплин.

Часть I

ЖИЗНЬ И ЭВОЛЮЦИЯ

Прежде чем перейти к изложению основного материала и соображений в области теории эволюции, мы кратко коснемся некоторых положений общей биологии и истории эволюционного учения. Это необходимо для избежания при дальнейшем чтении неясностей в понимании отдельных утверждений и терминов.

Глава первая

МЕСТО ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ В БИОЛОГИИ

Сейчас не надо доказывать, что эволюция — развитие организмов во времени, историческая трансформация живого на Земле — существует в окружающем нас мире и что именно результатом эволюции является все то многообразие форм живого, с которым каждый — в большей или меньшей степени — знаком по собственному опыту. Но из признания самого факта эволюционного развития живой природы, так же как и из огромных успехов в изучении существующих организмов, еще не следует, что мы знаем движущие силы и законы эволюции. Знание же этих законов важно потому, что именно такой эволюционный подход и дает возможность достаточно глубоко понять данные любой специальной биологической дисциплины, будь то биохимия, биофизика, генетика, морфология, физиология, зоология или ботаника. Но эволюционный подход оказывается необходимым не только для развития специальных биологических наук: человечество сейчас встало перед необходимостью сознательно планировать и детально предвидеть результаты все большего вмешательства в прежде стихийные процессы, идущие в биосфере Земли. Такое сознательное планирование и вмешательство немыслимы без знания законов, которые управляют развитием природы, а понимание этих законов дает нам эволюционное учение.

В настоящей главе после очень кратких принципиальных замечаний о становлении современной теории эволюции сделана попытка несколько более подробно рассмотреть значение эволюционной теории.

1. Развитие эволюционных идей

Идея об изменяемости органического мира — идея эволюции — стара, как мир. Эта идея прослеживается во взглядах древних философов Индии, Китая, Месопотамии, Египта, Греции.

Наблюдаемая в природе иерархия живых форм приводила к идее «лестницы существ» (Аристотель, Лейбниц, Боннэ) и в дальнейшем позволила усмотреть явление эволюции (Ч. Бэкон, Бюффон, Ламарк, Сент-Илер и мн. др.). Эти ранние эволюционисты вынуждены были только *постулировать* необходимость изменения органических форм, прямых доказательств существования в природе эволюции еще не было. Да и все попытки объяснения причин эволюции до появления теории Ч. Дарвина были натурфилософскими. Ни Ламарк, ни Сент-Илер не смогли вырваться из телеологических, натурфилософских подходов к решению всей проблемы эволюционного развития. Ламарк был первым естествоиспытателем, создавшим целостную концепцию эволюции, содержавшую описание как предпосылок (изменчивость и наследственность), так и причин эволюции (внутренний закон прогресса и изначальная целесообразность при реагировании на изменение условий). Эти положения, основанные на убеждении в невероятной пластичности живых форм и допускающие в качестве движущей силы эволюции некую нематериальную субстанцию, оставались типичными натурфилософскими рассуждениями и не могли предвосхитить вскрытие фундаментального естественнонаучного принципа отбора в природе.

Но попутно с такими натурфилософскими рассуждениями и высказываниями тех или иных общих эволюционных идей шло весьма интенсивное собирание фактов и детального изучения органического мира Земли. Была построена *система* животных и растений на основе, заложенной еще в середине XVIII в. К. Линнеем. Накопился большой материал о внутривидовой изменчивости организмов. В XIX в. стали появляться обобщения биогеографического характера (представления о флористических и фаунистических комплексах Друде, Гумбольдта, Склетера, Уоллеса, П. Семенова-Тян-Шанского, Н. Северцова); наметились связи и различия между различными фаунистическими и флористическими типами. Еще раньше возникла и стала интенсивно развиваться эмбриология (Вольф, Бэр и др.). В то же время возникает современная палеонтология (Ж. Кювье и его школа). Особое значение имела чисто актуалистическая концепция Ч. Ляйеля в отношении геологической эволюции Земли, сменившая односторонние, в основе своей катастрофические и натурфилософские,

концепции плутонистов и нептунистов. В результате этого к середине XIX в. накопился огромный материал, естественно, требовавший обобщения и рассмотрения с единой эволюционной точки зрения. Такие попытки были сделаны (например, М. Чемберсом), и идея эволюции органического мира была широко распространена среди передовых естествоиспытателей. В наступившем затем периоде развития эволюционного учения наибольшая трудность заключалась не в утверждении самого факта эволюции, а во вскрытии *причины* этого процесса.

2. Теория естественного отбора

Основываясь на изучении большого числа фактов в природе, а также на практике растениеводства и животноводства, Ч. Дарвин приходит к выводу об объективно существующем в природе размножении особей каждого вида в геометрической прогрессии. Это правило не знает исключений ни в растительном, ни в животном мире, ни в мире микроорганизмов: потенциально каждый вид способен произвести (и фактически производит) на свет гораздо больше потомства, чем выживает особей до взрослого состояния; юных особей всегда больше, чем взрослых.

С другой стороны, всякое достаточно длительное изучение положения в конкретных природных ситуациях показывает, что в среднем количество взрослых особей каждого вида сохраняется длительное время примерно на одном уровне. Появляется на свет огромное количество особей, но до взрослого состояния выживает лишь их незначительная часть. Следовательно, большая часть особей гибнет в «борьбе за существование» — таков первый важнейший вывод Ч. Дарвина.

На протяжении жизни в процессе жизнедеятельности каждая особь вступает в определенные отношения как с особями того же вида, так и с особями других видов, которые либо служат ей пищей, либо являются по отношению к ней хищниками, либо конкурентами в питании, либо паразитами, наконец, каждая особь подвержена влиянию абиотических условий существования. Все эти разнообразные отношения с неживой и живой средой, включающие, в частности, как жестокую конкуренцию, так и все формы паразитизма, комменсализма, симбиоза и т. д., и называют метафорически со времен Ч. Дарвина «борьбой за существование».

Основываясь на опыте других исследователей, на опыте современных ему селекционеров и на своих богатейших наблюдениях, Ч. Дарвин приходит и к другому важнейшему выводу: даже в потомстве одной пары родителей нет двух одинаковых особей; всеобщая изменчивость признаков и свойств характерна для всех живых организмов. При этом Ч. Дарвин хорошо понимал, что главное значение для эволюции имеет наследственная изменчивость, позволяющая «закреплять» происхождение изменения и трансформировать в ряде поколений облик всего организма.

И наконец, сопоставляя два сделанных вывода — о перепроизводстве потомства и о всеобщей изменчивости — Ч. Дарвин приходит к главному заключению: в процессе борьбы за существование особи уничтожаются *избирательно*; выживание особей статистически в среднем зависит от тех незначительных особенностей, которыми любая особь отличается от всего множества других. Так был открыт принцип *естественного отбора*, и вот уже около 120 лет учение о естественном отборе как главном и направляющем факторе эволюции служит основой теории эволюции. Гениальность Ч. Дарвина состояла в том, что среди множества сложных зависимостей и явлений в природе он сумел выделить и оценить роль процессов отбора как главного фактора эволюции.

О стройную цепь логических построений теории отбора разбились многочисленные возражения противников Ч. Дарвина. Но существовало одно важнейшее возражение, впервые высказанное Ф. Дженкинсом: если отбор оставляет в живых те особи, которые лишь незначительно отличаются от других, то уже при следующем скрещивании наступит «поглощение» новых признаков, так как партнер по скрещиванию, вероятнее всего, не имеет этого нового свойства; произойдет «растворение» признаков в потомстве. Теории отбора «не хватало» положения о дискретности наследования признаков. Это положение уже давно было известно в генетике (точнее, в тех разделах естественной истории XVIII—XIX вв., которые потом стали называться «генетикой»). Еще Т. А. Найт на границе XVIII—XIX вв. высказал точку зрения о корпускулярной природе наследственности, которая была позднее доказана экспериментальными работами Г. Менделя в середине XIX в. Ч. Дарвин не зная этих работ и был бессилен развеять «кошмар Дженкинса». Но, как мы знаем теперь, это единственное серьезное возражение против теории отбора оказалось несостоятельным, поскольку в природе не наблюдается «растворения» признаков в силу дискретности и высокой стабильности наследственных изменений. Принцип естественного отбора был открыт Ч. Дарвином как неизбежный вывод из объективно существующей в природе борьбы за существование и всеобщей изменчивости живого. Отдельные примеры и доказательства самого факта существования в природе естественного отбора были многочисленны. Но безупречные доказательства того, что естественный отбор является главным ведущим процессом, изменяющим в природе строение организмов, были получены лишь в нашем веке.

Но несмотря на то что точные доказательства ведущей роли естественного отбора в природе появились лишь в XX в., теория естественного отбора сразу же после ее создания Ч. Дарвином была подкреплена множеством неопровержимых в совокупности косвенных доказательств. Только при помощи принципа отбора оказалось возможным объяснить случаи возникновения пассив-

ных приспособлений типа колючек, шипов, стрекательных клеток и т. п., случаи возникновения приспособлений одних организмов к другим (как, например, приспособлений растений, связанных с опылением их насекомыми), наконец, возникновение мимикрии в самых различных формах. Ни черепаший панцирь, ни раковина моллюсков, ни колючка на ветке розы не могли возникнуть в результате ламарковского принципа «упражнения — неупражнения органов», равно как и в результате адекватного реагирования на условия внешней среды. Лишь предложенное Ч. Дарвином объяснение посредством принципа отбора особей, обладающих случайно возникающими полезными в данных условиях наследственными изменениями, оказалось не только единственно разумным, но стройным, законченным и достаточным. Принцип естественного отбора сделал понятным, т. е., по существу, в основном объяснил известные эволюционные феномены без привлечения потусторонних сил. И поэтому следует проводить резкую грань между так называемыми эволюционистами до Ч. Дарвина и работой самого Ч. Дарвина — творца естественнонаучной теории эволюции.

3. Дальнейшее развитие эволюционных идей

После смерти Ч. Дарвина в 1882 г. эволюционный подход становится всеобщим во всех отраслях биологии. Возникла эволюционная трактовка практически всех к тому времени известных феноменов, открытых палеонтологией, сравнительной морфологией, биогеографией. Особенно важным явилось построение дарвинистами «первого набора» (Гексли, Геккель, Гегенбаур, Мюллер, В. и А. Ковалевские среди зоологов, Бальон, Энглер, Эйхлер, Бекетов среди ботаников и др.) филогенетического древа жизни, изменениями, детализациями и уточнениями которого зоологи и ботаники занимаются до сих пор. Закладываются основы эволюционной физиологии, эволюционной гистологии, эволюционных направлений в ряде других биологических дисциплин. В конце XIX в. происходит своеобразное возрождение старых, натурфилософских концепций немецких философов начала XIX в. Это выразилось в формировании очень различных по форме и содержанию виталистических взглядов и концепций. Они были основаны на натурфилософских представлениях о заложенных в живых организмах потенциях прогрессивного развития и на неоламаркистских представлениях о чрезвычайной лабильности живых форм в сочетании с адекватной изменчивостью. Причин тому было несколько, и главнейшие из них следующие:

многие примеры действия естественного отбора в природе были описаны в «романтический» период развития дарвинизма недостаточно точно и тщательно, и выяснились детали, допустившие и другие возможные объяснения (или, во всяком случае, не убеждавшие в исключительном значении естественного отбора);

гипотеза «пангенезиса», предложенная Ч. Дарвином для объяснения наследования признаков и повторявшая в общих чертах взгляды Гиппократа, оказалась несостоятельной;

работы В. Иоганнсена (Johannsen, 1909) показали неэффективность отбора в «чистых линиях» (в потомстве одного самоопыляющегося растения, состоящего из гомозиготных по данному признаку особей);

открытие скачкообразного (мутационного) изменения многих признаков и свойств (Коржинский, 1899; De Vries, 1901—1903) на первый взгляд противоречило положению Дарвина о том, что «природа не делает скачков».

Эволюционная теория Дарвина оказалась недостаточно разработанной с генетической точки зрения. В то же время изучение генетических аспектов эволюционного процесса проводилось, по традиции, независимо от общей эволюционной теории и привело к созданию С. И. Коржинским (1899) и Г. Де Фризом «мутационной теории эволюции», в которой фактором эволюции были мутации, скачкообразно приводящие к возникновению новых разновидностей, а затем и видов. Отбору в этих взглядах отводилась подсобная роль браковщика.

Дискретность наследственных факторов и их изменений, а также их относительно высокая *стабильность* сделали возможным формулировку в 1908 г. «правила Харди»: без давления каких-либо внешних факторов частоты генов в бесконечно большой панмиктической популяции стабилизируются уже после одной смены поколений. Расчеты Дж. Харди приложимы к условной, бесконечно большой по размеру популяции, в которой отсутствует какое-либо внешнее давление. Таких популяций в природе нет. Но значение правила Харди в том, что оно исходя из дискретного характера наследственного материала показывает, что в генофонде популяции никакие наследственные изменения бесследно исчезнуть не могут.

Важнейшим этапом в развитии современного эволюционизма явилась работа С. С. Четверикова (1926), показавшего неизбежность постоянной гетерогенности любой природной популяции, которая и служит генетической основой эволюционного процесса, идущего под давлением внешних факторов. С. С. Четвериков рассмотрел реальную ситуацию, складывающуюся в природе, и показал, что при любом мутационном давлении популяции должны быть гетерогенными. Рецессивные мутации в гетерозиготном состоянии внешне (фенотипически) резко не нарушают общего облика популяции, но популяция, «как губка», насыщена разными мутациями. Это положение сразу же было подтверждено экспериментально на природных популяциях дрозофилы, что заложило основу развития популяционной генетики (см. например, Тимофеева-Ресовская, Тимофеев-Ресовский, 1927). В это же время, с начала 20-х годов, развивались обширные исследования Н. И. Вавилова и его школы, в которых принципы современной

генетики, биогеографии, систематики и селекции были применены к огромному материалу по культурным растениям и их диким предкам. Эти работы, особенно работы Н. И. Вавилова о законе гомологических рядов наследственной изменчивости (1922), о генетической интерпретации линнеевского вида (1931) и центрах происхождения культурных растений, сыграли большую роль в дальнейшем развитии синтеза эволюционного учения с генетикой. В 1930 г. вышла фундаментальная работа Р. А. Фишера «Генетическая теория естественного отбора». Теоретический анализ популяционно-генетических процессов был дан С. Райтом (Wright, 1931), Н. П. Дубининым и Д. Д. Ромашовым (1931, 1932). В «Факторах эволюции» Дж. Б. С. Холдейна (Haldane, 1932) дана математическая интерпретация действия естественного отбора в разных ситуациях на основе представлений о дискретности элементарных единиц наследственной изменчивости и их менделировании.

Этими принципиальными работами по существу завершается начальный, долгий и трудный этап синтеза генетики и дарвинизма, развивающихся до того порознь и порой даже противостоящих друг другу. С этого времени начинается бурное развитие современной эволюционной теории. В результате синтеза генетики, систематики, биогеографии, экологии возникает учение о *микроэволюции*, вскрывающее изменения, происходящие в элементарных эволюционных структурах при возникновении элементарных явлений с элементарным наследственным материалом под влиянием основных элементарных факторов эволюции (Dobzhansky, 1937; Timofeeff-Ressowsky, 1939a, b). Углубление этого направления исследований (Huxley, 1940—1962, Mayr, 1944—1963; и др.) приводит к возможности построения количественных моделей эволюционных механизмов. Подробному изложению микроэволюционных процессов посвящена вторая часть этой книги.

В направлении изучения *макроэволюции* (эволюции на уровне выше видового: родов, семейств, отрядов и т. д.) также происходят значительные изменения с дарвинского времени. Проблемы филогенеза крупных групп органического мира решаются не только классическими методами сравнительной анатомии, палеонтологии и эмбриологии, но и с привлечением данных генетики, физиологии, экологии, биохимии, молекулярной биологии. В результате в изучении макроэволюции сделаны серьезные успехи (Шмальгаузен, 1938—1968; Rensch, 1929—1959; Simpson, 1944—1953; Тахтаджян, 1947—1970 и др.). Однако невозможность экспериментальной проверки получаемых заключений (в этом одно из существенных отличий изучения явлений макроэволюции от явлений микроэволюции, воспроизводимых в экспериментах) вызывает порой неоднозначную интерпретацию некоторых палеонтологических, морфологических и других групп фактов. О проблемах и успехах этого направления изучения эволюции более подробно говорится в третьей части нашей книги.

Наконец, начиная с 20-х годов благодаря главным образом трудам В. И. Вернадского (1926—1944) начинает развиваться совершенно новое направление эволюционного учения, которое кратко можно назвать учением об эволюции биосферы. В этом направлении еще только намечаются некоторые общие принципиальные подходы (Сукачев, 1964—1967). По-видимому, развитие эволюционной теории на новом уровне, с детальным изучением микроэволюционных процессов, построением количественных моделей эволюционных механизмов, а также с выходом эволюционных идей в область общего учения о биосфере приведет к новому периоду большого эвристического значения эволюционной теории в современных разделах биологии и связанных с ними практических приложений. Во всяком случае, в современной биологии ясно проявляется потребность, а вероятнее всего, неизбежность большого оживления, связанного с проникновением новых эволюционных идей.

4. Значение эволюционной теории

Говорят, что «нет ничего практичнее, нежели хорошая теория». Этот афоризм в полной мере относится к теории эволюции. С того времени, как возникла эволюционная теория как таковая, т. е. с середины XIX в., ее значение беспрерывно растет.

Одна из главных проблем в сегодняшней жизни человечества — взаимоотношение человека с биосферой. Человек с момента своего возникновения активно и во все больших масштабах вторгается в исторически сложившиеся биоценозы. Трудно представить себе, что еще две тысячи лет назад большая часть территории Европы была покрыта дремучими лесами, что в глуши лесов строилась Москва. Ныне даже на огромных территориях Вологодской и Архангельской областей не встретишь первичных хвойных лесов, зона степей исчезла как ландшафт на протяжении от Венгрии до Алтая.

В то же самое время «в дело», т. е. на хозяйственные нужды человечества, пошли в невиданном масштабе пелагические рыбы Мирового океана, лесные и степные массивы и даже планктонные ракообразные и морские водоросли. В результате непосредственного хозяйственного использования, сознательного переселения или непредвиденных последствий деятельности человека меняется животный и растительный мир целых континентов и географических районов. Кролики в Австралии, воробьи в Северной Америке, элодея в водоемах Европы и Азии, ондатра в Северной Евразии, не говоря уже о большом количестве более мелких и не так бросающихся в глаза неспециалистам форм, сделались фоновыми (определяющими) видами в течение нескольких десятков лет. Сельскохозяйственное освоение больших территорий с широким распространением монокультур привело к уничтоже-

нию целых природных комплексов, с одной стороны, и массовому, невиданному размножению многих видов животных и растений, которые принято называть «сорняками» и «вредителями» — с другой.

Резко нарушаются природные комплексы как за счет изъятия одних групп видов, так и за счет неожиданного размножения других; в биосферу попадают вещества и соединения, к которым в живой природе нет выработанных эволюцией защитных приспособлений.

Неумеренное использование ядохимикатов (ДДТ, гексахлорана и др.) приводит не только к появлению ДДТ-устойчивых рас вредителей (проблема сугубо эволюционная) и гибели нейтральных и полезных для человека видов, к накоплению ядохимикатов в различных организмах, но и к изменению всего сообщества, выводу его из равновесного состояния, к изменению давления отбора и темпов эволюции тех видов, которые лежали вне сферы интересов узких практиков, применявших ядохимикаты в данном сообществе. Человек уже умеет вторгаться в природу, но еще не умеет предвидеть, а соответственно и предупреждать нежелательные последствия такого вторжения. Изменение равновесного состояния в любых развивающихся сообществах живых организмов является существенной и специфической эволюционной проблемой. Понимание всех подобных явлений немыслимо без рассмотрения их с широкой эволюционной точки зрения.

Во всех этих случаях непредвиденные изменения происходили по определенным эволюционным законам, нам, к сожалению, далеко еще не ясным. В дальнейшем единственной возможной альтернативой является разумное хозяйствование, использование естественного «процента с капитала» природы, а не неразумное «преобразование» природы, обычно ведущее к обеднению и в конце концов к оскудению первично высокопродуктивных природных биогеоценозов.

При сплошной распашке степной зоны, особенно зоны сухих степей и полупустынь, конечная биологическая продуктивность, несомненно, снижается, а не повышается. Разумное изменение природы — «управляемая эволюция» — в будущем связано с освоением поликультур вместо современных сельскохозяйственных монокультур (только зерновых, только бобовых, только овощных и т. п.); оно может и должно привести к повышению биологической производительности Земли. Такое повышение производительности Земли становится одной из основных задач человечества. Но это требует знания частных эволюционных закономерностей.

Нельзя забывать, что население Земли прибывает примерно на 3% в год, а современные методы хозяйствования, включая селекцию новых, более продуктивных сортов, явно отстают от этих темпов; в результате продуктивность на душу населения с единицы площади не только не повышается, а быстро снижает-

ся от десятилетия к десятилетию. Выход из этого положения — в эволюционно грамотном подходе. Проблема не в том, чтобы заставить кукурузу расти под Архангельском, а дыню — под Новосибирском — это в силах селекции, а в том, чтобы решить, стоит ли на это тратить время, силы, средства.

Следует всесторонне обосновать наиболее выгодные направления хозяйственной деятельности: не лучше ли направить силы, например, на исследование возможности получения биомассы из листьев, хвои или организовать в районах Севера интенсивную культуру микроводорослей летом на солнечном освещении, а зимой — на искусственном, но это требует знания частных эволюционных закономерностей. Неплохо также сконцентрировать побольше усилий для ввода в культуру ценных местных видов растений.

Так, сохранение и повышение биопродуктивности нашей планеты — проблема на первый взгляд в основном биогеоценотическая — оказывается и эволюционной.

Важнейшая и насущнейшая задача предвидимого будущего — прогнозирование эволюции отдельных видов, биоценозов и биосферы в целом. Например, неизбежные локальные концентрации определенных газов в атмосфере и химических соединений в почвах и водах ведут к изменению состояния равновесия прежде всего в сообществах микроорганизмов, а далее, через изменения относительных темпов роста зеленых растений — и к перестройкам всего биогеоценоза в целом. Прогнозирование эволюции — задача несколько более сложная, чем предсказание погоды, но разрешимая в известных пределах.

Другая важная эволюционная проблема — темпы эволюции. Вопрос о том, за какой срок трогонтериев слон превратился в мамонта, вряд ли может глубоко волновать человечество. Однако изучение закономерностей формообразования во времени — вопрос о темпах эволюции вообще — подчас несравнимо легче решается на таких примерах, а не на объектах, в данный момент интересующих практиков. Вместе с тем именно вопрос о темпах эволюции и встает каждый раз, когда мир охватывает очередная пандемия гриппа, против которой бессильны в прошлом эффективные вакцины и сыворотки, или когда в страну вторгается ДДТ-устойчивая раса насекомых-вредителей.

Итак, *грамотный подход к освоению природы, выбор оптимальных путей повышения продуктивности Земли и перспективное биологическое планирование хозяйства человечества требует знакомства с основными идеями эволюционной теории.*

Все сказанное выше относилось к оценке значения теории эволюции с точки зрения интересов и потребностей развивающегося на Земле человеческого общества. Существуют и другие, сравнительно более частные, но заслуживающие здесь упоминания задачи эволюционной теории. Мы имеем в виду, во-первых, значение эволюционной теории для критической ревизии мате-

риала, накопленного специальными биологическими дисциплинами.

Такая ревизия с позиций современной эволюционной теории совершенно несомненно является весьма важным фактором дальнейшего расширения и углубления работы в области этих дисциплин. Такая работа будет доставлять и новый материал для развития самой эволюционной теории. Во-вторых, с тех пор, как гением Ч. Дарвина был вскрыт основной механизм эволюционного процесса, а тем самым была изгнана телеология из естествознания, эволюционная теория имеет важное методологическое значение, забывать о котором не стоит, пока существуют сторонники других взглядов на развитие природы.

Кратко резюмируя, можно сказать, что расширяющееся вторжение человека в биосферу Земли и дальнейшее развитие человечества на нашей планете безотлагательно требуют все более глубокого знания закономерностей протекающих в природе эволюционных процессов, требуют знания основных положений современной эволюционной теории не только биологами, но и широким кругом лиц, так или иначе связанных с таким вторжением. В этом — основное и наиболее широкое значение теории эволюции.

Кроме того, теория эволюции имеет важное значение для развития практически всех других биологических дисциплин, а также для формирования материалистического мировоззрения.

Глава вторая

УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

С феноменологической и функциональной точек зрения все многообразие живого на нашей планете может быть подразделено на четыре главных уровня; молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой (собственно эволюционный) и биогеоценотический, или биосферный. На молекулярно-генетическом уровне осуществляется в конце концов любая конвариантная редупликация, лежащая в основе всего эволюционного процесса, и поэтому с полным правом можно считать этот уровень элементарной основой эволюции. На онтогенетическом уровне происходит реализация генетической информации одновременно с приведением этой информации в соответствие с требованиями элементарных эволюционных факторов и прежде всего естественного отбора, именно через фенотипы оказывающего свое на-

правляющее влияние на весь процесс эволюции. На популяционно-видовом уровне изменения, происходящие на двух первых уровнях, могут «выходить» на уровень эволюционно значимых преобразований. На последнем, биогеоценотическом, или биосферном, уровне протекает сложнейшее взаимоприспособление различных групп и видов друг к другу (формирование биогеоценотических равновесий).

Можно видеть, что действующие единицы на каждом из уровней совершенно различны; различны соответственно и взаимодействующие силы. Вместе с тем ясно, что любой уровень тесно связан с другими, определяясь ими и определяя в свою очередь протекание процессов в них.

В последнее время часто разными авторами выделяется разное число уровней организации и изучения жизни, причем это выделение проводится достаточно произвольно, без общего критерия. В отличие от этого вышеназванные четыре уровня выделены на единой общей основе наличия элементарных структур и явлений, определяющих специфику этих уровней (Тимофеев-Ресовский, 1958, 1962). Рассмотрим более подробно каждый из выделенных уровней.

1. Молекулярно-генетический уровень

На молекулярно-генетическом уровне основные внутриклеточные управляющие системы (хромосомы и некоторые другие органеллы и биологически активные макромолекулы) осуществляют авторепродукцию клеток и организмов и передают наследственную информацию от поколения к поколению. На этом же уровне через изменение структурных элементов (мутации) определяется элементарная наследственная изменчивость, лежащая в основе эволюционного процесса.

Любая из возможных научных гипотез возникновения жизни на Земле исходит из появления (каким образом — для настоящего рассмотрения безразлично) авторепродуцирующихся макромолекул. Так как любая физико-химическая структура обладает лишь конечной стабильностью, то неизбежно среди авторепродуцирующихся макромолекул появляется известное структурное разнообразие; при этом разные варианты структуры опять-таки авторепродуцируются. Поэтому мы и называем такую репродукцию *конвариантной редупликацией*. С появлением же конвариантной редупликации неизбежно возникает работа естественного отбора: в любых определенных условиях будут преимущественно сохраняться и распространяться конвариантно редуплицирующиеся структуры, наиболее быстрым и эффективным способом использующие все условия (как возникающие в результате структурных изменений, так и условия среды) для своей редупликации. Так в самых общих чертах можно представить себе

возникновение молекулярно-генетического уровня живого, основной характеристикой которого является конвариантная редупликация.

При дальнейшей эволюции жизни на Земле этот уровень организации определяет появление всех разнообразных физико-химически более сложных структур, вплоть до возникновения всех разнообразных форм размножения, от простого деления вирусов, фагов, бактерий, синезеленых до возникновения митоза и разных форм мейоза у эукариотных организмов с половым процессом. Заметим еще раз, что мутационный процесс является неизбежным следствием конечной стабильности любых молекулярных структур и сохраняется благодаря конвариантной редупликации кодов наследственной информации на любых уровнях усложнения дискретных живых особей. Возникновение раздельнополости и соответственно полового размножения было, вероятно, другим важнейшим после возникновения редупликации эволюционным приобретением: возникающая благодаря этому возможность перекомбинации генетического материала определяет возможность существования популяций и видов как дискретных единиц живого на более высоких уровнях организации. С другой стороны, многократно увеличивается спектр материала для действия отбора (что ведет неизбежно к увеличению возможностей самого отбора и повышению его эффективности).

Конвариантная редупликация, являясь важнейшей характеристикой молекулярно-генетического уровня жизни, объясняет относительную стабильность дискретных форм живого на Земле. Однако передающаяся посредством конвариантной редупликации генетическая информация, прежде чем появиться на эволюционной арене, должна быть как-то реализована, декодирована, расшифрована. Эта расшифровка происходит на следующем, онтогенетическом уровне.

2. Онтогенетический уровень

Онтогенез организмов совершается, по-видимому, вследствие существования саморегулирующейся иерархической системы управляющих систем, определяющей согласованную реализацию наследственных признаков и свойств и работу управляющих систем во времени и пространстве в пределах особи. Онтогенетический уровень пока является наименее ясным теоретически вследствие недостаточной разработанности общей теории индивидуального развития.

Вероятно, у простейших форм жизни молекулярно-генетический уровень совпадал с онтогенетическим, поскольку все физико-химические особенности первичной биологической макромолекулы непосредственно и однозначно характеризовали ее окончательное состояние. Онтогенез в эволюции жизни на Земле появляется после «обрастания» конвариантно-редуплицирующихся молеку-

лярно-генетических структур дополнительными молекулами, имевшими различное назначение и определявшимися свойствами основного кода наследственной информации. В дальнейшей эволюции живого процесс онтогенеза неизбежно усложнился во всех крупных группах, приводя ко все большей автономизации развития особи. Так возникает в процессе эволюции путь, ведущий от гена к признаку, от генотипа к фенотипу. Если на уровне молекулярно-генетическом единицами рассмотрения служат биологически-активные макромолекулы, то на онтогенетическом уровне такими единицами служат особи (от возникновения до прекращения существования, т. е. их онтогенез). Возникший уже на молекулярно-генетическом уровне отбор в процессе дальнейшей эволюции все более опосредованно действует на молекулярно-генетическую структуру организмов, поскольку сохранение и размножение организма в чреде поколений определяется в каждом случае конкретными действиями не генотипа, а фенотипа. Идущий по фенотипам отбор, конечно, способен действовать на любой уровень организации живого, в том числе и на тонкие генетико-молекулярные особенности, но в любом случае это действие будет опосредовано отбором фенотипов. Естественно, что отбор действует на любом этапе развития особи, т. е. объектом отбора является не только взрослый организм, а все стадии индивидуального развития. Поэтому можно сказать, что на онтогенетическом уровне организации происходит не только реализация и апробация генетической информации, получаемой с молекулярно-генетического уровня, но и в материальной форме образуется большая часть эволюционных новообразований, в том числе и таких, которые определяют возникновение следующего уровня организации — популяционно-видового — посредством развития признаков и свойств, определяющих единство и дискретность вида.

Исторически сложилось такое положение, при котором в настоящее время мы, вероятно, лучше представляем процессы, протекающие на молекулярно-генетическом уровне, чем процессы, происходящие в период реализации наследственной информации в определенный фенотип (процесс онтогенеза в широком смысле). Необходимость расширения теоретических работ в этом направлении неизбежна, так как именно на онтогенетическом уровне организации протекает отбор, происходит оценка в конкретных условиях существования биосферы качественного спектра различий, поставляемых при помощи генетических механизмов (мутаций и их комбинаций).

Эта оценка является в свою очередь решающей основой трансформации живого уже на собственно эволюционном или популяционном уровне.

3. Популяционный уровень

На популяционном уровне в ряду поколений протекает исторический процесс изменения форм организмов, приводящий к образованию пусковых механизмов эволюции, дифференциации, возникновению адаптации, видообразованию и (в конечном итоге) к эволюционному процессу.

В известной нам форме организации жизни па Земле ни молекулы, ни отдельные особи не могут быть элементарными единицами эволюционного процесса. Как показано далее, в качестве такой элементарной единицы эволюционного процесса может рассматриваться лишь популяция. Популяция представляет далее неразложимое на составные части эволюционное единство, способное к развитию во времени и пространстве, самовоспроизведению (посредством репродукции составляющих ее отдельных особей), трансформации (посредством преимущественного размножения групп генетически различных особей) и изменению ареала. Подробному рассмотрению особенностей популяционного уровня организации живого посвящена вторая часть настоящей книги, и здесь нет необходимости более подробно рассматривать этот уровень. Необходимо лишь подчеркнуть, что популяционный (или собственно эволюционный) уровень организации живого неразрывно связан и с молекулярно-генетическим и с онтогенетическим уровнями, определяясь ими, но в целом характеризуясь и процессами, происходящими лишь на этом уровне.

Возникновение популяционного уровня оказывается связанным с принципом конвариантной редупликации и возникновением на этой основе полового размножения, определяющего, во-первых, принципиальную общность морфогенетического строения особей, составляющих популяцию, во-вторых, возможность широкого наследственного разнообразия этих единиц, наконец, в-третьих, эволюцию этого «разнообразного единства» без полной нивелировки путем неограниченного скрещивания с особями других популяций и видов. На уровне внутри вида (микроэволюционном) эти нивелировки путем скрещивания между разными популяциями лишь затруднены, но не исключены, как это характерно для макроэволюционного, надвидового уровня. Однако выделение на этом основании особого макроэволюционного уровня в организации живого вряд ли оправданно, поскольку микро- и макрофилогенез, так же как и микро- и макроэволюционные процессы, тесно связаны и, вероятно, в конце концов сводимы без потери качественных различий к процессам, протекающим именно на популяционном, собственно эволюционном, уровне.

Популяция, хотя и является самостоятельной эволюционной единицей, способной к длительному существованию и трансформации, всегда существует в определенной среде, включающей как биотические, так и абиотические компоненты, являясь составной частью биогеоценоза. Биогеоценоз выступает при этом рассмот-

рении как конкретная среда протекания процесса эволюции (идущего взаимосвязанно во всех входящих в него популяциях) и как единица следующего, более высокого уровня, который сам подвержен определенным эволюционным преобразованиям.

4. Биогеоценотический уровень

В биосфере Земли жизнь представлена более или менее сложными сообществами (биоценозами), населяющими определенные местообитания. Виды внутри биоценоза связаны друг с другом трофическими, химическими, эдафическими связями. В то же время организмы, входящие в биоценоз, связаны с климатом, гидрологическими условиями, почвой, химизмом среды и другими абиотическими факторами. В этих сложных комплексах живых и косных компонентов первичными продуцентами органического вещества являются автотрофные организмы: растения-фотосинтетики и хемосинтезирующие бактерии. В целом биосфера, являясь сплошной непрерывной оболочкой Земли, состоит из большого числа и в разной степени различающихся местообитаний и населяющих их биоценозом, т. е. биогеоценозов. Неоднородность биосферы в биогеохимическом отношении является результатом сложнейших вещественно энергетических круговоротов, протекающих в ней под влиянием живого. В свою очередь неоднородность этих круговоротов обусловлена структурной неоднородностью биосферы, проявляющейся в существовании в природе различных биогеоценозов как дискретных единиц биосферы. Биогеоценозы — это те «блоки», из которых состоит вся биосфера и в которых протекают вещественно-энергетические круговороты, вызванные жизнедеятельностью организмов и в сумме составляющие большой биосферный круговорот.

Биогеоценоз представляет собой незамкнутую систему, характеризующуюся стабильностью структуры во времени и пространстве, имеющую вещественно-энергетические «входы» и «выходы», связывающие между собой смежные биогеоценозы в цепи, объединяемые стоком в широком смысле этого понятия. Обмен веществ между биогеоценозами осуществляется в газообразной, жидкой, твердой фазах и, что особенно важно для нашего рассмотрения, в своеобразной форме живого вещества (динамика популяций растений и животных, миграции организмов и т. п.). С геохимической точки зрения, миграции вещества в цепях биогеоценозов могут рассматриваться как серии сопряженных процессов рассеивания и концентрирования вещества в организмах, почвах, водах, грунтах и атмосфере.

Из этого неизбежно краткого рассмотрения биосферного уровня организации живого видно его огромное значение в эволюции жизни: по существу, биогеоценозы являются реальной средой протекания процесса эволюции, а кроме того, в связи с эво-

люцией составляющих их видов биоценозы претерпевают эволюционные изменения, ведущие к неизбежным изменениям самих биогеоценозов.

* * *

В заключение необходимо еще раз подчеркнуть неравномерность и различный объем наших знаний, связанных с описанными выше четырьмя уровнями организации жизни на Земле.

Можно полагать, что на молекулярно-генетическом уровне наши сегодняшние представления, направления и размах исследований удовлетворительны. Мы, вероятно, правильно представляем себе и достаточно эффективно изучаем основные коды наследственной информации у простейших живых организмов. Недостаточно ясен пока переход к полному пониманию структуры и элементарных явлений, характеризующих разные уровни комплексности и сложности различных биологических систем.

Часть II

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

В предыдущей части книги были кратко описаны основные уровни организации жизни на Земле и показано значение открытого Ч. Дарвином принципа естественного отбора для построения научной теории эволюции. Во времена Ч. Дарвина и в последующую эпоху расцвета его эволюционного учения почти ничего не было известно о двух основных явлениях жизни и наиболее общих характеристиках живых организмов на Земле: наследственности и изменчивости. С этим, как уже говорилось в предыдущей главе, было связано единственное серьезное возражение Ч. Дарвину, сделанное Ф. Дженкинсом. Лишь после развития современной генетики с начала нашего столетия появилась возможность положить в основу нового — микроэволюционного — уровня изучения эволюционного процесса достаточно точные сведения об основных закономерностях наследования и изменчивости признаков и свойств организмов.

Глава третья

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ СТРУКТУРА И ЯВЛЕНИЕ В ЭВОЛЮЦИИ

Эволюция представляет собой грандиозный процесс постоянного, в известной мере направленного изменения дискретных форм живых организмов на Земле, сопровождающегося адаптациями, онтогенетическими и филогенетическими дифференцировками и тем, что принято называть эволюционным прогрессом.

1. О возникновении и содержании микроэволюционного учения

В эпоху развития классического дарвинизма развернутое построение эволюционной теории проводилось исследователями, работавшими с применением описательных и сравнительных мето-

дов. Это позволило создать достаточно полную картину основных этапов, феноменов и явлений эволюционного процесса, а также в первом приближении общую схему филогенеза живых организмов. Это классическое направление в развитии эволюционных идей можно условно назвать изучением процесса *макроэволюции*, или макроэволюционным учением.

Учение о макроэволюционном процессе охватывает большие отрезки времени, обширные территории, все (включая высшие) таксоны живых организмов, а также основные общие и специальные явления и феномены эволюции. При этом остаются недостаточно исследованными (обычно даже не сформулированными и не учтенными) исходные «пусковые» механизмы эволюционного процесса.

Как уже упоминалось, бурное развитие экспериментальной и теоретической генетики в XX в. привело к установлению точных математико-статистических законов наследования признаков, общей дискретной природы наследственных факторов, относительно высокой их стабильности, общего характера элементарных наследственных изменений и строения кода наследственной информации, передаваемого от поколения к поколению.

В результате стало возможным строгое и точное описание различных пусковых механизмов эволюционного процесса и обсуждение их относительной значимости.

На стыке классического эволюционного учения с результатами и представлениями современной генетики родилось новое направление — изучение *микроэволюционных* процессов, или учение о микроэволюции. Микроэволюция охватывает относительно небольшие отрезки времени, ее процессы разыгрываются на ограниченных территориях и включают явления, протекающие в популяциях и низших таксонах, заканчиваясь механизмами видообразования.

Новое, микроэволюционное, направление в изучении эволюции сформировалось к концу 30-х годов. Это явилось завершением довольно длительного периода, в течение которого классики-эволюционисты тогдашнего старшего поколения в большинстве своем не знали генетики и с опаской относились к ней, как к возможному конкуренту дарвинизма; генетики, интенсивно занятые анализом явлений наследственности и изменчивости и построением хромосомной теории наследственности, в большинстве своем уделяли недостаточно внимания проблемам эволюции.

Исходным моментом для образования тесного контакта между эволюционным учением и современной генетикой явились классические работы Дж. Г. Харди (Hardy, 1908), С. С. Четверикова (1926) и Р. А. Фишера (1930). Дж. Г. Харди показал, что дискретные, относительно стабильные менделевские факторы наследственности в достаточно большой панмиктической популяции в отсутствие каких-либо «давлений» на эти популяции не исчезают и быстро стабилизируются в определенных количественных соот-

ношениях. С. С. Четвериков (1926) показал, что в результате постоянно протекающего у всех организмов спонтанного мутационного процесса, под его постоянным, хотя и слабым давлением во всех популяциях живых организмов должна неизбежно создаваться и поддерживаться гетерогенность; следствием этого является присутствие во всех природных популяциях различных мутаций в разных, в большинстве случаев в малых, концентрациях. Исходя из того же «правила Харди», Фишер в строгой математической форме развил представление о действии отбора на признаки, в основе которых лежат дискретные менделирующие факторы — гены. Эти три работы и целый ряд исследований Г. С. Дженнигса, Дж. Б. С. Холдейна, С. Райта и других генетиков, экспериментально и математически изучавших судьбу возникающих мутаций в природных популяциях, вместе с начавшимся развитием микросистематики и микробиогеографии (детальное изучение внутривидовых таксонов и их пространственного распространения) и привели в тридцатые годы к формированию учения о микроэволюционных процессах.

После достаточного накопления экспериментального материала и строгой математической формулировки ряда внутри- и межпопуляционных закономерностей появилась возможность систематически формулировать исходные положения микроэволюции и выделить в ней достаточно строго сформулированные элементарные структуры, явления, материал и факторы (Huxley, 1940; Timofeeff-Ressovsky, 1939a—c, 1940). К их рассмотрению мы и перейдем в следующих главах.

Строгий и достаточно точный анализ в какой-либо области наук возможен лишь в том случае, когда в подлежащем анализу материале выявлены элементарные структурные единицы и элементарные протекающие в них явления. Во многих областях биологии, особенно в биохорологических дисциплинах, отсутствие ясного вычленения и достаточно строгой формулировки таких элементарных структур и явлений ведет к двум существенным отрицательным последствиям: невозможности действительно точного анализа протекающих процессов в силу его «беспредметности» и неизбежности терминологической путаницы.

Поэтому первой задачей в эволюционных рассуждениях должны быть выявление и строгая формулировка элементарной эволюционной структуры (той единицы, которая может и должна лежать в основе эволюционных явлений) и элементарного эволюционного явления (того изменения элементарной эволюционной структуры, без которого невозможно протекание эволюционного процесса). Совершенно ясно, что этот грандиозный общий процесс эволюции постоянно инициируется какими-то пусковыми механизмами, изменяющими какие-то элементарные эволюционные единицы. В силу этого рассмотрение микроэволюции мы начнем с выявления и формулировки элементарной эволюционной структуры и эволюционного явления.

2. Элементарная эволюционная структура — популяция

Элементарная эволюционная единица должна удовлетворять следующим требованиям:

она должна быть как таковая далее неподразделима, т. е. выступать во времени и в пространстве как некое единство;

она должна быть как таковая способна во времени — т. е. в чреде биологических поколений — наследственно изменяться;

она должна реально и конкретно существовать в природных условиях.

Такой единицей, конечно, не может быть индивид, во всяком случае у большинства живых организмов, размножающихся половым путем.

Мы знаем, что практически все виды живых организмов в пределах своего ареала распределены неравномерно: они либо распадаются на территориально (на суше или в воде) разобщенные группы индивидуумов (например, березовые колки в лесостепи), или, если индивиды распределены по всей территории, плотность населения сильно варьирует от места к месту (при этом территории, густо населенные, отделяются одна от другой территориями, слабо населенными). Поэтому, а также ввиду огромной численности и внутренней гетерогенности, элементарной эволюционной единицей не может быть и вся совокупность особей (население) данного вида, вид в целом.

Упомянутая выше неравномерность распределения особей вида в пределах ареала ведет к тому, что вся совокупность особей каждого вида в природных условиях подразделяется на ряд отдельных более или менее сильно изолированных друг от друга совокупностей, обычно именуемых популяциями. Число таких популяций в пределах вида может быть очень различным: от относительно небольшого числа, например, у островных видов и видов с весьма небольшим ареалом до огромного числа у широко распространенных, эврибионтных видов с большой численностью особей (рис. 1).

Очень существенно то, что такие популяции всегда отделяются от соседних той или иной степенью изоляции, всегда неполной; понимается это в том смысле, что внутри популяции (представляющей собой, как выше говорилось, совокупность особей, либо территориально отделенную от соседних, либо отделенную территорией с меньшей плотностью населения) случайное скрещивание и «перемешивание» особей осуществляется легче и чаще, чем между соседними популяциями. Сказанное схематически изображено на рис. 2.

Итак, популяция реально существует в природе, она выступает во времени и в пространстве как определенное единство, и она, как мы увидим далее, способна изменяться в течение поколений.

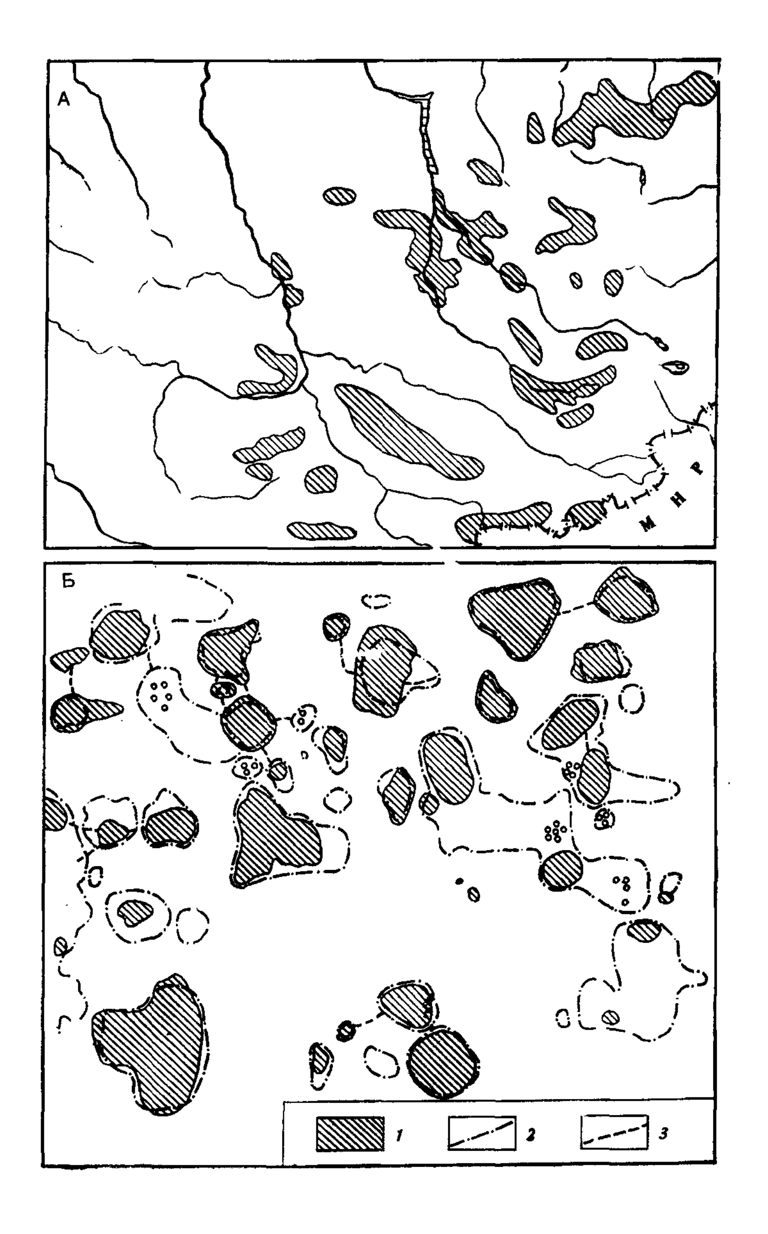


Рис. 1. Популяционная структура ареала двух видов млекопитающих

А — сибирский козел (*Capra sibirica*) на Алтае; *Б* — узкочерепная полевка (*Stenocranius gregalis*) на одном из лугов Восточного Тян-Шаня. Масштабы схем относятся друг к другу, как 1 : 4000 (*А* — по Гептнеру и др., 1961; *Б* — по Зиминой, 1964). *1* — границы поселений; *2* — границы пятен щавеля, *3* — тропинки; кружки норы полевок

Таким образом, популяция является элементарной эволюционной структурой, удовлетворяющей поставленным требованиям. При этом популяции можно дать следующее достаточно строгое общее определение: популяция является совокупностью особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени

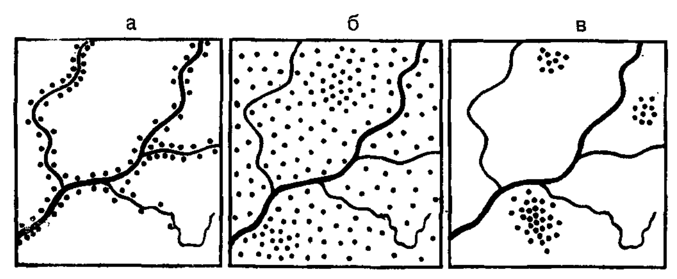


Рис. 2. Основные варианты неравномерного распределения особей внутри ареала вида (схема)

а — ленточный тип; *б* и *в* — пятнистый, или островной, тип (по Тимофееву-Ресовскому, 1939)

(большого числа поколений) населяющих определенное пространство (территорию или акваторию), внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии, нет заметных изоляционных барьеров, и которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида и той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции.

Рассмотрение этого определения и других особенностей популяции подробнее дано в книге Н. В. Тимофеева-Ресовского и др. (1973).

3. Элементарное эволюционное явление — изменение генотипического состава популяций

Популяция в данном выше определении является элементарной эволюционной структурой. Элементарным же эволюционным явлением должно считаться наследственное изменение этой эволюционной структуры. Для его формулировки необходимо рассмотреть и в общих чертах представить генетическую структуру популяций.

Так как у всех живых организмов постоянно протекает спонтанный мутационный процесс, всякая существующая в течение ряда поколений совокупность особей неизбежно будет гетерогенна по своему генетическому составу: гомогенными могут быть лишь «свежие», только что образовавшиеся чистые линии и клоны. Популяции, даже если они фенотипически относительно однородны, представляют собой, таким образом, весьма гетерогенную смесь различных генотипов.

При постоянстве и невысокой интенсивности давления различных факторов на популяцию ее генотипический состав, неизбежно флуктуируя, может оставаться в среднем статистически довольно неизменным в течение более или менее длительного времени. Если, однако, популяция испытывает интенсивное давление какого-либо фактора (или достаточно длительное неинтенсивное давление без изменения его вектора), то неизбежно должно наступить смещение или изменение в генотипической смеси, образующей популяцию (в генофонде). Если появление новых (или изменение интенсивности старых) давлений тех или иных факторов на популяцию будет достаточно интенсивно и длительно, то генофонд, или генотипический состав популяции, изменится также на достаточно длительное время: произойдет эволюционно значимое генетическое изменение популяции.

Таким образом, *элементарным эволюционным явлением нужно считать длительное и векторизованное изменение генотипического состава популяции.* Совершенно ясно, что без таких генетических изменений популяции невозможно начало и протекание эволюционного процесса, хотя элементарное эволюционное явление в только что сформулированном смысле само по себе еще отнюдь не является эволюционным процессом.

Таким образом, элементарной эволюционной структурой является популяция, а элементарным эволюционным явлением — изменение ее генотипического состава. Думается, что данные выше формулировки понятий «популяция» и «изменение ее генотипического состава» являются теоретически достаточно строгими и однозначными и в этом смысле удовлетворительными на период предвидимого развития микроэволюционного учения.

Однако уже здесь мы сталкиваемся с явлением, с которым будем иметь дело и далее: в комплексных природных явлениях мы всегда встречаемся с нечеткостью и «размазанностью» границ. Это касается особенно всех тех структур и явлений, которые по самой природе своей динамичны и постоянно флуктуируют и меняются в пространстве и времени. Таковыми являются и популяции, и изменения их генотипического состава. Поэтому, несмотря на достаточную строгость теоретических определений и формулировок, необходимо большое число точных описаний популяций, их генотипического состава, флуктуаций и векторизованных изменений этого генотипического состава во времени в конкретных природных условиях. При этом нельзя забывать, что в каждом данном отрезке времени подобно видам и популяции могут находиться in statu nascendi (в процессе становления): конкретная популяция может находиться в состоянии разделения на две или несколько популяций, отделяющихся друг от друга существующими или возникающими изоляционными барьерами. То же самое может касаться и протекания во времени изменений их генотипического состава, которое, кстати, неизбежно будет сопровождать и всякое популяционное новообразование. По-

этому, несмотря на естественную «текучесть» границ, все же при изучении и анализе конкретных природных ситуаций необходимо исходить из строгих теоретических формулировок.

Далее мы переходим к рассмотрению эволюционного материала, из которого складывается генофонд популяции, и тех факторов, которые могут привести к образованию элементарных эволюционных явлений.

Глава четвертая

ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ЭВОЛЮЦИОННЫЙ МАТЕРИАЛ

Естественно, что эволюционным материалом могут являться любые генотипически различные особи и группы особей. Надо, однако, вычленить понятие «элементарного эволюционного материала»; таковым должны являться элементарные далее неподразделимые единицы наследственной изменчивости. При этом к таким элементарным единицам наследственной изменчивости, которые должны служить элементарным эволюционным материалом, мы априори можем и должны предъявить определенные требования, которым совокупность этих элементарных наследственных изменений должна удовлетворять.

1. Требования к элементарному эволюционному материалу

Требования, которые необходимо предъявлять априори к любому элементарному эволюционному материалу, сводятся к следующему:

а) эти материальные единицы, выступающие в виде элементарных наследственных изменений, должны с определенной, достаточной частотой постоянно возникать у всех живых организмов;

б) эти изменения должны затрагивать все признаки и свойства живых организмов, вызывая их отклонения в разных направлениях от исходных форм (т. е. являться «неопределенной наследственной изменчивостью» в смысле Ч. Дарвина);

в) они должны затрагивать «биологически важные» свойства особей;

г) они, естественно, должны не только возникать, но и в разных концентрациях встречаться в природных популяциях всех живых организмов;

д) часть из этих изменений должна «выходить» на историческую арену эволюции, участвуя в образовании низших таксонов,

т. е. распространяясь в ареале, включающем одну или больше популяций;

е) природные скрещивающиеся таксоны должны отличаться друг от друга различными наборами и комбинациями элементарных единиц наследственной изменчивости.

Перечисленным выше требованиям должна удовлетворять любая совокупность элементарных наследственных изменений, которую мы захотим признать элементарным эволюционным материалом.

2. Мутации — элементарный эволюционный материал

Экспериментальная генетика нашего века открыла и к настоящему времени с большой полнотой описала и проанализировала совокупность элементарных, дискретных наследственных изменений — мутаций. Термин «мутация» употребляется для обозначения мутантных признаков, процесса возникновения мутантной формы, а особи — носители конкретного мутантного признака называются мутантами.

Хорошо нам известный мутационный процесс спонтанно (т. е. без каких-либо воздействий с нашей стороны) и постоянно протекает у всех в этом отношении изученных живых организмов-прокариот, растений и животных. По своей природе мутации могут быть весьма различны (рис. 3), являясь дискретными изменениями разных единиц общего кода наследственной информации живых организмов: генными мутациями (единицами изменения являются отдельные гены или локусы в хромосомах), хромосомными мутациями (единицами изменения являются структурные перестройки отдельных хромосом), геномными мутациями (единицей изменения является число отдельных хромосом или число наборов хромосом у данного вида) и, наконец, дискретными изменениями некоторых константных и более или менее автоном-

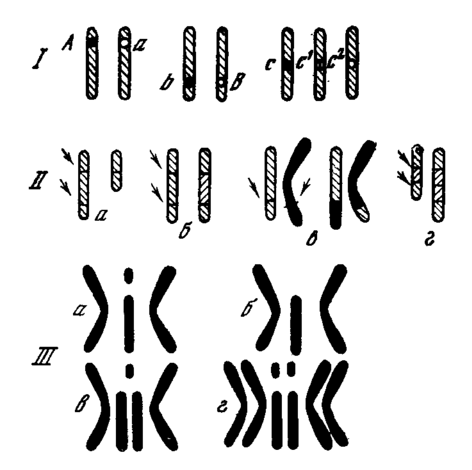


Рис. 3. Схематическое изображение разных типов мутаций

I — генные мутации: рецессивная мутация $A \rightarrow a$, доминантная мутация $b \rightarrow B$, ряд множественных аллеломорфов $C — c^1 — c^2$; *II* — хромосомные мутации: *а* — делеция, *б* — инверсия, *в* — транслокация, *г* — дупликация; *III* — геномные мутации: *а* — нормальный гаплоидный набор хромосом; *б* и *в* — гетероплоидия (*б* — $n-1$, *в* — $n+1$); *г* — полиплоидия (из Тимофеева-Ресовского, 1937, с дополнением)

ных внеядерных ДНК-содержащих структур цитоплазмы (например, пластид растений).

Несмотря на многочисленные попытки, до сих пор не удалось обнаружить, кроме хорошо нам известных, описанных выше мутаций, какие-либо другие типы элементарных наследственных изменений у живых организмов. Все наследственные различия сводятся к разным наборам и комбинациям перечисленных выше форм мутаций. Мы можем поэтому утверждать, что если и встречаются в природе какие-либо еще не известные нам типы элементарных наследственных изменений, то они исчезающе редки по сравнению с хорошо известными нам мутациями.

Мы можем, следовательно, принять известные нам из генетики мутации в качестве элементарного эволюционного материала и проверить, удовлетворяют ли их свойства тем требованиям, которые мы априори предъявили к элементарному эволюционному материалу.

3. Общие свойства мутаций как эволюционного материала

Мутационный процесс и мутации изучены лишь у относительно небольшого числа видов среди всех существующих в природе. Все многочисленные виды микроорганизмов, растений и животных никогда не будут изучены с генетической точки зрения. Генетики работают на относительно небольшом числе сравнительно быстро размножающихся и в то же время дешевых и удобных при массовом культивировании видов. Однако в этой относительно очень небольшой выборке представлены все четыре царства организмов (прокариоты, грибы, зеленые растения и животные), а среди них есть представители большинства крупных систематических подразделений. Поэтому все общие черты мутаций и всего мутационного процесса, изученные на нескольких сотнях анализируемых генетиками видов, можно с достаточной уверенностью считать присущими живым организмам нашей планеты.

Частота возникновения мутаций

Общая частота возникновения мутаций у разных видов может быть, по-видимому, весьма различной; различны и относительные частоты разных типов мутаций. Однако у всех видов, мутационный процесс которых изучен достаточно полно и точно, общая частота возникающих мутаций лежит, по-видимому, в пределах одного порядка величин. Осторожность утверждений при этом необходима в связи с тем, что, как мы увидим в следующем разделе, признаки и свойства организмов, изменяемые мутациями (как качественно, так и количественно), весьма различны, требуя часто для своего обнаружения применения специальных

трудоемких методов; поэтому оценка общего числа всех возникающих мутаций связана с большими трудностями и может, в первом приближении, быть сделана на основании суммы различных сведений и соображений лишь для наиболее хорошо генетически изученных видов. Процент возникающих мутаций принято выражать процентом клеток у одноклеточных или гамет (у многоклеточных) одного поколения, содержащих какую-либо вновь возникшую мутацию. Мы выражаем, таким образом, мутабильность не на единицу астрономического времени, а на поколение соответствующего вида.

Установленные проценты возникающих мутаций (процент гамет, содержащих вновь возникшие мутации на одно поколение) составляют у разных, достаточно хорошо генетически изученных живых организмов от нескольких процентов до нескольких десятков процентов на поколение, т. е. варьируют, по-видимому, в основном в пределах одного порядка величин. Например, у хорошо изученных видов рода *Drosophila* общие проценты всех спонтанных мутаций составляют около 25%; у львиного зева (*Antirrihinum majus*) этот общий процент весьма близок и составляет около 15% на поколение, а у мышей и крыс (недостаточно хорошо изученных в этом отношении) считается, что общий процент мутаций на поколение составляет около 10; у некоторых бактерий, одноклеточных водорослей и низших грибов установлены общие частоты спонтанных мутаций порядка нескольких процентов. В последние годы накоплен большой материал о мутагенном действии вирусов. Установлено, что при некоторых вирусных инфекциях частота хромосомных мутаций возрастает в 10 раз. Ясно, что периоды вирусных пандемий, нередко сопровождающиеся у животных резким снижением численности, резко повышают не только вероятность появления новой хромосомной мутации, но и вероятность фиксации мутантных вариантов в популяциях.

Здесь следует обратить внимание на любопытное обстоятельство, связанное с общим процентом возникающих мутаций. Продолжительность поколения у разных живых организмов может отличаться на несколько порядков величин; общие же проценты спонтанных мутаций, несмотря на недостаточную изученность их у многих объектов, по-видимому, все же отличаются у разных видов в значительно меньшей степени — на один порядок величин или немногим более. Биологическое время в эволюции живых организмов измеряется продолжительностью жизни поколения. Поэтому если действительно продолжительность поколений у разных видов варьирует в значительно более широких пределах, чем общие проценты спонтанных мутаций, то имеются основания думать, что частота спонтанного мутирования или ее реципрок — средняя стабильность генетических структур — имеет некоторое оптимальное значение, вырабатываемое эволюционно в процессе естественного отбора; ведь стабильность кодов наследственной информации, несомненно, является одним из древнейших призна-

ков, характеризующих живые организмы, и, таким образом, «испокон веков» находится под давлением основного эволюционного фактора — естественного отбора. Весьма общие рассуждения и расчеты к тому же показывают, что оптимальной в эволюционном смысле является определенная, не слишком большая, но и не слишком малая степень стабильности основных управляющих генетических структур. При их излишней лабильности процесс эволюции не ускорился бы, а резко замедлился и, вероятно, вообще не протекал бы в форме стройного направленного эволюционного процесса и свелся бы к хаотическим флуктуациям — «топтанию на месте».

С другой стороны, общая частота спонтанного мутирования, несомненно, должна зависеть и от степени дифференцированности основного кода наследственной информации, т. е. от числа хромосом и общего числа генов у данного объекта. Совершенно ясно, что чем больше единиц, способных изменяться, тем больше возможные изменения. Однако между числом генов и особенно числом хромосом и филогенетическим положением соответствующих организмов, по-видимому, нет простой и прямой зависимости: достаточно вспомнить об относительно «молодых» полиплоидах. Установимость в опыте, а также относительная генетическая значимость мутаций в редуплицированных частях генома весьма отлична от таковых в уникальных частях того же генома; а мы знаем, что различные виды и группы организмов, помимо плоидности, могут отличаться и целым рядом дупликаций отдельных участков генома. Все это усложняет установление истинного общего процента возникающих мутаций и, вероятно, усложняет и отклоняет от «прямого пути» также и эволюционную судьбу модальных и оптимальных процентов спонтанного мутирования. Конечно, подробное рассмотрение всех возникающих здесь вопросов завело бы нас слишком далеко в специальные генетические области.

Таким образом, спонтанные мутации вполне удовлетворяют первому из поставленных выше требований к элементарному эволюционному материалу, так как с определенной частотой постоянно возникают у всех организмов.

Мутантные признаки

Следующим вопросом, подлежащим проверке, является рассмотрение общего спектра признаков и свойств живых организмов, затрагиваемых мутациями. Перед рассмотрением этого вопроса нужно, однако, указать на одно важное обстоятельство, часто упускаемое при различного рода биологических и, в частности, эволюционных рассуждениях,— о существовании естественных *онтогенетических границ изменчивости.*

Существенные и сложные морфологические, физиологические и биохимические структуры и свойства появляются не сразу,

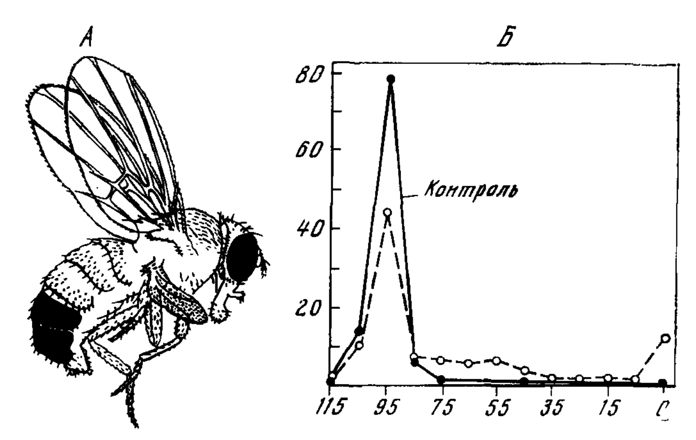


Рис. 4. «Большие» и «малые» мутации

А — «большая» мутация tetraptera у *Drosophila melanogaster*, вызывающая у двукрылых появление признака четырехкрылости, свойственного другим отрядам насекомых (по Астаурову, 1927); *Б* — «малые» мутации относительной жизнеспособности у *D. melanogaster*, вызываемые рентгеновским облучением, большинство из которых является лишь слабым отклонением от нормы. По абсциссе — число самцов в скрещиваниях (в % от числа нормальных самок), по ординате — процент соответствующих скрещиваний в культуре E_{12} (контроль 837 экз., облучение 868 экз.). (Из Тимофеева-Ресовского, 1939)

при помощи одной мутации, а являются более или менее длительными и «полигенными» филогенетическими процессами. В результате этого у каждого вида или более высокой систематической группы в онтогенезе имеются закладки и биохимические системы, способные в результате мутаций давать определенные изменения признаков и свойств организма. В то же время у тех же видов и групп видов может вообще не быть определенных структурных закладок или биохимических систем, необходимых для появления тех или иных признаков или свойств. Например, специалистами-генетиками к настоящему времени просмотрено два миллиарда особей мух дрозофил разных видов, при этом ни разу не были найдены дрозофилы с синими или зелеными глазами: в онтогенезе всего семейства Drosophilidae нет биохимических предпосылок для создания соответствующих глазных пигментов.

Таких примеров при желании можно привести множество, включая самые абсурдные; у человека, например, не может возникнуть мутации, изменяющей величину и форму кисточки на конце хвоста, потому что у *Homo sapiens* к этому нет онтогенетических предпосылок. Поэтому все рассуждения о спектрах мутационной изменчивости следует всегда вести, памятуя о только что упомянутых онтогенетических ограничениях. Только что сказанное, как будет показано далее, отнюдь не снижает потенций эволюционного, филогенетического процесса.

У всех достаточно хорошо генетически изученных живых организмов мутациями затрагиваются *все* способные варьировать у

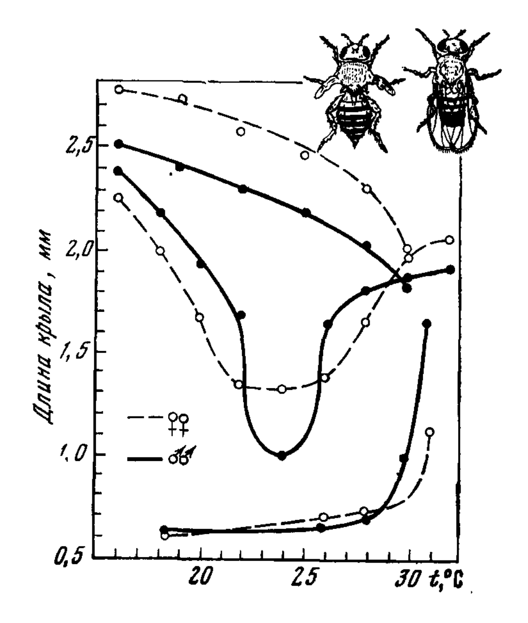


Рис. 5. Влияние внешних условий на фенотипическое выражение гена: вскрытие нормы реакции у гомозигот и гетерозигот *Drosophila melanogaster* по двум мутациям короткокрылости

При температуре культивирования куколок около 30° С особи трех генотипов мало различаются по длине крыльев; при понижении температуры фенотипическое выражение мутаций у гомозигот и гетерозигот различно. Пунктир — самки, сплошная линия — самцы. Две верхние кривые — для гомозигот по мутации pennant (pp), две нижние — для гомозигот по мутации vestigial (vv), две средние — для гетерозигот pv. (Составлено по данным М. Х. и М. Л. Харнли, 1936)

данного вида морфологические, физиологические, химические и этологические признаки и свойства. При этом могут возникать как «качественные», альтернативные отличия, так и чисто количественные различия в средних значениях варьирующих признаков.

Очень существенно то обстоятельство, что мутационные отклонения от исходной формы могут происходить в разных направлениях в сторону как увеличения, так и уменьшения выраженности соответствующего признака. По степени отклонения от исходной формы мутантные признаки могут быть очень сильно и резко выраженными вплоть до патологических и летально действующих изменений; достаточно хорошо выраженные, альтернативные мутантные признаки условно называются «большими» мутациями (рис. 4, *А*). С другой стороны, в целом ряде случаев мутации вызывают лишь незначительные отклонения от исходной формы, многие из которых могут быть обнаружены лишь с помощью специальных методов или точного биометрического анализа; такие небольшие отклонения от исходной формы получили название «малых» мутаций (рис. 4, *Б*).

Фенотипическое выражение генов колеблется под влиянием как генотипической среды (см. гл. IX), так и под влиянием внешних условий, в которых протекает онтогенез; в этом смысле говорят о норме реакций отдельного генотипа. Возникновение новой мутации есть смена нормы реакции. Влияние внешних условий на фенотипическое выражение генов можно хорошо продемонстрировать экспериментально (рис. 5).

Таким образом, спонтанно возникающие мутации удовлетворяют и второму требованию, предъявляемому к элементарному эволюционному материалу: они вызывают неопределенную наследственную изменчивость в полном смысле, вложенном Ч. Дарвином в это понятие; иначе говоря, мутационный процесс является случайным и ненаправленным.

Следует, наконец, напомнить, что наряду с генными возникают также хромосомные и геномные мутации. Их различные комбинации играют большую роль как у животных, так и в особенности у растений при становлении различных генетических форм изоляции между эволюционно дифференцирующимися популяциями и подвидами, о чем подробнее говорится в следующей главе.

Биологически существенные мутантные признаки

В предыдущем разделе мы видели, что мутационным процессом охватываются различные наследственные изменения признаков и свойств живых организмов. Следует тем не менее особо рассмотреть важнейшие биологические свойства мутантных особей. Мы рассмотрим здесь два таких свойства: относительную жизнеспособность мутантных особей по сравнению с исходной формой при различных условиях и половой аффинитет, определяющий вероятность скрещивания особей различных генотипов друг с другом.

Из общего опыта генетиков и селекционеров известно, что разные мутации могут обладать различной, как это часто называют, биологической «ценностью». Целый ряд мутаций вызывает патологические признаки или даже действует летально в гомозиготном состоянии; в этих случаях мы имеем ясное снижение относительной жизнеспособности по сравнению с исходной «нормальной» формой. В других случаях жизнеспособность мутаций может быть, хотя и нередко, пониженной по сравнению с «нормой». Кстати, здесь необходимо отметить, что у всех видов большинство вновь возникающих мутаций в той или иной степени снижает жизнеспособность организмов.

Помимо такой общей качественной оценки, с рядом мутаций проводились специальные точные опыты по определению их относительной жизнеспособности по сравнению с исходной формой в гомо- и гетерозиготном состоянии и при различных условиях. В качестве примера мы приведем серию опытов на дрозофиле. Путем тесного инбридинга гетерозигот можно вывести культуры, отличающиеся в основном лишь по изучаемой мутации. Затем, как показано на рис. 6, можно на достаточно большом материале изучать либо отклонения от ожидаемого менделевского расщепления, либо выход мух из пробирок с определенным количеством корма (в которые помещались оплодотворенные яйца сравниваемых генотипов в одинаковых пропорциях, но в разном

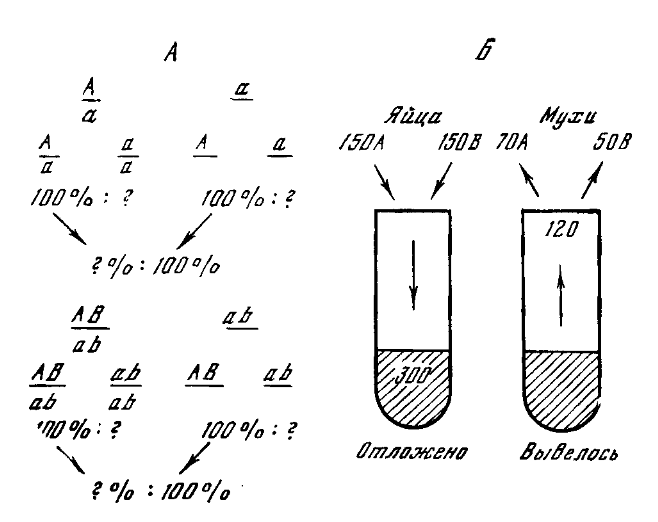


Рис. 6. Методы анализа относительной жизнеспособности различных генотипов дрозофилы

А — установление отклонений от ожидаемого менделевского расщепления в перенаселенных культурах; *Б* — установление отклонений в численном соотношении вылетевших мух разных генотипов из пробирок, в которые в избыточном числе были отложены одинаковое число оплодотворенных яиц разных типов (по Тимофееву-Ресовскому, 1934)

числе) с целью сравнения процента вылупляющихся мух разных сравниваемых генотипов в неперенаселенных и в перенаселенных в разной степени культурах.

Результаты таких опытов приведены на рис. 7. Как видно, разные мутации в разной степени отличаются от исходной «нормальной» формы по своей относительной жизнеспособности; в проведенных опытах лишь две мутации несколько повышали жизнеспособность при обычных условиях культивирования, а остальные в разной степени ее понижали. Из следующего ряда колонок того же рисунка видно, что в комбинациях друг с другом соответствующие мутации могут влиять и на жизнеспособность отнюдь не только аддитивно (теоретический расчет аддитивного действия показывают белые колонки), но и, что особенно интересно, в некоторых случаях повышать жизнеспособность по сравнению с таковой обеих отдельных мутаций (комбинация minche-bobbed). Наконец, в гетерозиготном состоянии большинство мутаций по жизнеспособности приближается к норме, но некоторые (abnormal abdomen) в гетерозиготном состоянии жизнеспособнее исходной формы. Из табл. 1 видно, что относительная жизнеспособность разных мутаций по-разному может изменяться в зависимости от внешних условий, в данном случае — от температуры культивирования куколок. Следует прибавить, что с рядом мутаций проводились эксперименты по жизнеспособности; результаты таких опытов показывают, что подбором тех или иных так назы-

Таблица 1

Жизнеспособность особей-носителей разных мутаций Drosophila funebris в процентах от жизнеспособности «дикого» типа того же вида
(Тимофеев-Ресовский, 1934)

Мутация	Жизнеспособность при температуре, °С		
	15—16	24—25	28—30
eversae	98,3	104,0	98,5
singed	—	79,0	—
abnormal abdomen	96,2	88,0	80,7
miniature	91,3	69,0	63,7
bobbed	75,3	85,1	93,7
lozende	—	73,8	—

Таблица 2

Жизнеспособность особей-носителей комбинаций разных мутаций Drosophila funebris в процентах от жизнеспособности «дикого» типа того же вида
(Тимофеев-Ресовский, 1934)

Комбинация мутаций	Жизнеспособность при 24—25° С
eversae × singed	103,1 — +
eversae × abnormal abdomen	83,5 — +
eversae × bobbed	85,5 — +
singed × abnormal abdomen	76,6 — —
singed × miniature	67,1 — —
abnormal abdomen × miniature	82,7 — +
abnormal abdomen × lozenge	59,3 — —
abnormal abdomen × bobbed	78,7 — —
miniature × bobbed	96,6 + +
lozende × bobbed	69,2 — —

Примечание. (— —) — пониженная жизнеспособность сравнительно с каждой из отдельно взятых мутаций; (— +) — пониженная жизнеспособность по сравнению с одной из исходных мутаций и повышенная — по сравнению с другой; (+ +) — повышенная жизнеспособность сравнительно с обеими исходными мутациями.

ваемых «малых» мутаций (табл. 2) можно как понижать, так и повышать относительную жизнеспособность определенной мутации по сравнению с исходной формой.

Таким образом, жизнеспособность мутаций зависит как от генотипической, так и от внешней среды, в которой они находятся. В гетерозиготном состоянии большинство мутаций по жизне-

способности мало отличается от исходной формы, а в некоторых случаях обладает даже повышенной относительной жизнеспособностью.

Вторым из рассматриваемых нами важных общебиологических свойств мутаций является их дифференциальная скрещиваемость, или половой аффинитет к своему или чужому генотипу.

У растений с целью изучения дифференциальной скрещиваемости мутантов можно применять, например, измерения, скорости роста пыльцевых трубок определенного генотипа в пестиках того же или другого генотипа. В генетической литературе описано большое количество случаев дифференциальной скорости роста пыльцевых трубок разных генотипов в разных комбинациях. У животных точные статистически значимые опыты проводились на различных видах дрозофил. Методика опытов весьма проста, но довольно трудоемка, так как требует для достижения статистической значимости весьма больших чисел. Сводится она в общем к следующему. В одну пробирку или бутылку с кормом можно посадить несколько экземпляров самцов «нормального» (исходного) или мутантного типа и большее число самок двух сравниваемых генотипов: нормального и мутантного. Этих самцов и самок можно оставить в пробирке в течение определенного времени, а затем самцов удалить, а всех самок рассадить в отдельные пробирки с кормом и проверить число оплодотворенных самок обоих сравниваемых генотипов.



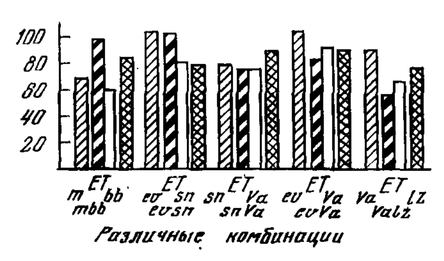
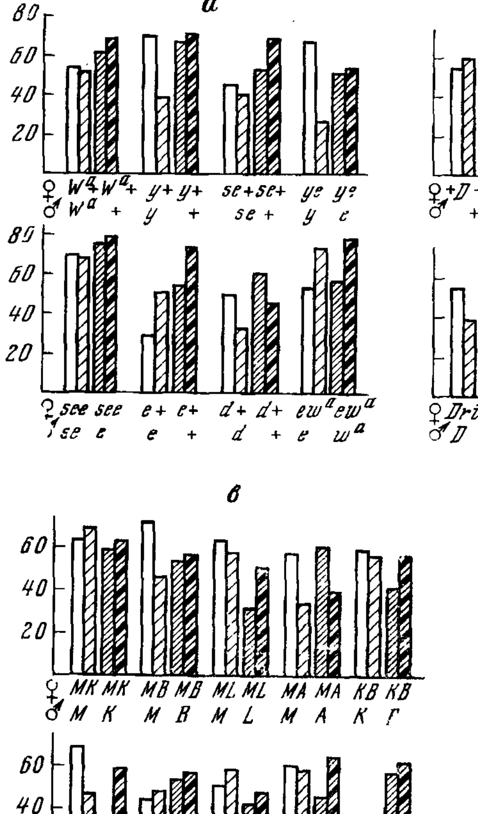




Рис. 7. Относительная жизнеспособность (в % от исходного нормального типа – по ординатам) различных генотипов в гетерозиготном и гомозиготном состоянии у *D. funebris* при температуре 25° С и средней перенаселенности культур (по Тимофееву-Ресовскому, 1934)

На рис. 8, *а*, *б* в качестве примера приведены результаты опытов. З. С. Никоро с сотрудниками на нескольких мутациях *D. melanogaster* и Н. В. Тимофеева-Ресовского с несколькими мутациями *D. funebris*. Как видно, встречаются все возможные случаи: отсутствие заметного полового аффинитета к своей или чужой фор-



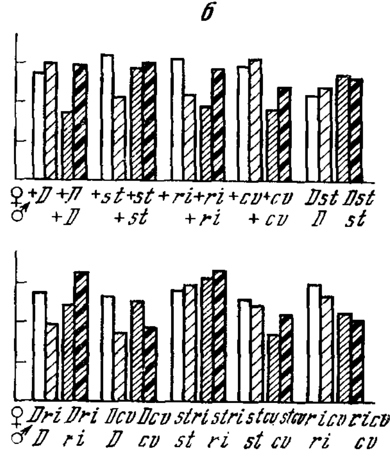


Рис. 8. Процент оплодотворения самок (по ординате) разных генотипов дрозофил самцами своего и чужого генотипа и географически различных популяций

а — *D. melanogaster* (по Никоро и др., 1935); *б—в* — *D. funebris* (по Тимофееву-Ресовскому, 1939); норма — (+), мутации: apricot (w^a), yellow (y), sepia (se), ebony (e), dumpty (d), Divergens (D), scarlet (st), radius incimplectus (ri), curvod (cv); *М* — Москва, *К* — Крым, *В* — Берлин, *L* — Лондон, *А* — Афины

ме, наличие полового аффинитета к самкам своего или к самкам чужого генотипа. На рис. 8, *в* приведены результаты таких же опытов с географически различными популяциями *D. funebris*. Здесь также были обнаружены все комбинации, хотя чаще наблюдалось предпочтение самцами самок из собственной популяции. Яркими примерами влияния мутаций на половой аффинитет являются мутации гетеростилии у растений и скорость прорастания пыльцы, содержащей различные мутации (Stebbins, 1950; Müntzing, 1960).

Таким образом, мутации в ряде случаев вызывают достаточно ясно выраженные различия как в общей относительной жизнеспособности, зависящей от генотипической и внешней среды, так и в половом аффинитете, ведущем к половому отбору в широком

смысле этого слова. Следовательно, мутации удовлетворяют и третьему требованию к элементарному эволюционному материалу, затрагивая «биологически важные» общие свойства организмов.

Встречаемость мутации в природных популяциях

Четвертым требованием к элементарному эволюционному материалу является то, что он должен не только возникать, но и в достаточных количествах постоянно встречаться (в разных концентрациях, от больших до очень малых) во всех природных популяциях.

Как уже упоминалось выше, С. С. Четвериков в своей классической работе «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926) показал, что наличие у всех живых организмов спонтанного мутационного процесса неизбежно должно приводить к той или иной степени насыщенности природных популяций различными мутациями (в основном в гетерозиготном состоянии в малых концентрациях). Это положение в последующие годы было экспериментально подтверждено на популяциях дрозофилы (Тимофеева-Ресовская, Тимофеев-Ресовский, 1927; Четвериков, 1927). Для этого брались уже оплодотворенные самки из природных популяций, от каждой раздельно получалось первое поколение и из первого поколения ставилось достаточно большое число (более десяти — двенадцати) индивидуальных скрещиваний на второе поколение; тогда, если исходная самка была гетерозиготна по какой-либо мутации, эта мутация выщеплялась хотя бы в одном или двух скрещиваниях во втором поколении.

Уже первые опыты показали, что в природных популяциях в относительно низких концентрациях содержится целый ряд различных мутаций. У генетически хорошо изученных объектов сейчас можно, используя определенные специальные культуры и методы скрещивания, упростить и расширить возможности анализа индивидов из природных популяций (например, включая в анализ либо все установимые мутации определенных хромосом, либо учитывая и все летальные мутации, содержащиеся в природной популяции).

На всех изученных в популяционно-генетическом отношении объектах и во всех изученных популяциях было подтверждено прежде всего основное положение о наличии большого числа различных мутаций в природных популяциях. В дальнейшем в популяционной генетике возник большой комплекс различных специальных вопросов и проблем: сравнение генетического состава различных популяций и одной и той же популяции во времени (в разные сезоны и годы), сравнение генетического состава популяций из различных частей ареала вида, установление относительных частот разных типов мутаций в природных популяциях, анализ причин высоких концентраций некоторых генных и хромосом-

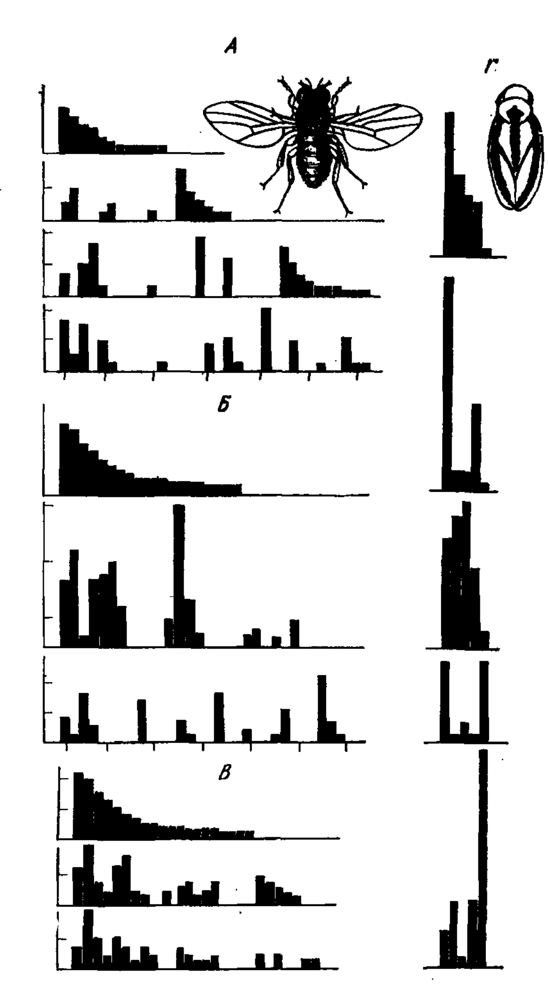


Рис. 9. Сравнение генетического состава популяций и одной популяции на протяжении ряда поколений

А — процентное содержание мутаций в географически удаленных (на десятки и сотни километров) популяциях *Drosophila funebris*; *Б* — то же в популяциях, расположенных в пределах территории около 1 км²; *В* — то же для одной популяции на протяжении последовательных трех лет; *Г* — то же для пяти популяций слюнявой пенницы (*Philaeus spumarinus*), расположенных от 70 до 400 м одна от другой. По оси ординат — концентрации мутаций, в % к общему числу самок данной популяции, несущих мутации; по оси абсцисс — различные мутации в порядке убывания их концентрации во взятых за эталон популяциях (по Бауеру, Тимофееву-Ресовскому, 1943; Береговому, 1970)

ных мутаций (повышенная относительная жизнеспособность некоторых гетерозигот) и т. д.

В качестве примера на рис. 9 изображены результаты изучения генетического состава в ряде популяций *D. funebris* и *Philacus spumarinus* в пространстве и во времени. Из этого рисунка видно, что нет какой-либо заметной и бросающейся в глаза разницы между генетическим составом географически удаленных друг от друга популяций, с одной стороны, и между соседними популяциями,— с другой, и те и другие популяции достаточно заметно отличаются друг от друга как по составу мутаций, так и по их относительной концентрации. Изучение генетического состава двух недалеко одна от другой расположенных популяций в течение трех лет ясно показало, что состав и относительные

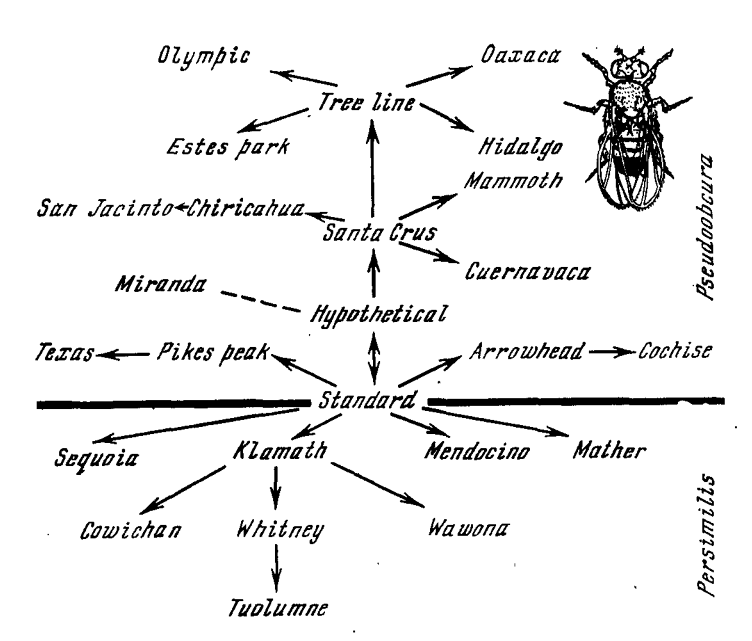


Рис. 10. Филогенетические отношения подвидов и видов в группе *Drosophila pseudoobscura-miranda-persimilis*, реконструированные на основании распространения в них сложных инверсий в третьей хромосоме (из Добржанского, 1970)

концентрации мутаций на протяжении этого, в числе поколений для дрозофилы довольно длительного срока, также заметно меняется; однако мутации, присутствовавшие в начале работы в наибольших концентрациях в каждой из популяций, из них в течение этого срока не исчезают, в то время как «редкие» мутации резко меняют свою концентрацию.

У дрозофилы многими авторами и в большом числе различных популяций изучалось содержание не только генных, но и хромосомных мутаций. При этом было установлено, что в заметных концентрациях из хромосомных мутаций встречаются лишь инверсии. Это вполне понятно, так как часть инверсий жизнеспособна и в гомозиготном состоянии, а некоторые из инверсий в гетерозиготном состоянии могли даже повышать относительную жизнеспособность содержащих их особей.

Изучение повторных инверсий в определенных хромосомах в разных популяциях и расах одного и того же вида дрозофилы и у близких (скрещивающихся, но дающих стерильных гибридов) видов позволяет применить весьма интересный и точный метод выяснения филогенеза соответствующих таксонов. Дело в том, что, изучая частично перекрывающиеся инверсии в одной и той же хромосоме, легко установить последовательность их возникновения; ряд же различных популяций географически раз-

личных форм и близких видов дрозофил отличается друг от друга по таким сериям повторных инверсий. Это позволило построить схемы микрофилогенеза различных географических форм *D. persimilis* — *D. pseudoobscura* — *D. miranda* (рис. 10).

Таким образом, известные из экспериментальной генетики мутации в достаточном количестве и в различных концентрациях встречаются во всех изученных природных популяциях, тем самым удовлетворяя и четвертому сформулированному выше требованию по отношению к элементарному эволюционному материалу.

Распространение отдельных мутаций в пределах ареала вида

Как уже упоминалось выше, если мутации являются элементарным эволюционным материалом, то следует ожидать, что некоторые из них у разных видов должны в одной или нескольких смежных популяциях достичь достаточно высоких концентраций и постепенно образовать группу смежных популяций, в которой эти мутации приобретают значение диагностического, таксономического признака. Или, иначе говоря, в ряде случаев можно обнаружить занятие определенных территорий внутри ареала вида определенной, вышедшей на историческую, эволюционную арену мутацией.

На рис. 11 приведены частоты правозавитой и левозавитой раковин (моногибридно расщепляющейся пары признаков) у наземного моллюска *Partula suturalis* в различных популяциях;

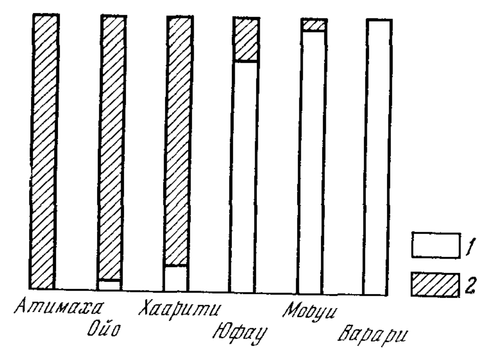


Рис. 11. Частота встречаемости лево- (1) и правозавитых (2) форм раковины наземного легочного моллюска *Partula suturalis* в разных популяциях на Сейшельских островах (по данным Крэмптона, 1916, 1932, из Тимофеева-Ресовского, 1939)

как видно из рисунка, в трех смежных популяциях правозавитая форма встречается у всех или почти у всех индивидов, а у другой группы из трех популяций она либо вовсе не встречается, либо встречается в качестве редкой аберрации. На рис. 12 приведен сходный случай распределения в ряде смежных популяций в ущельях притоков р. Или (район г. Алма-Ата) лево- и правозавитой форм улитки *Fruticicola lantzi*. На рис. 13 приведено географическое распространение доминантной мутации Elaterii в

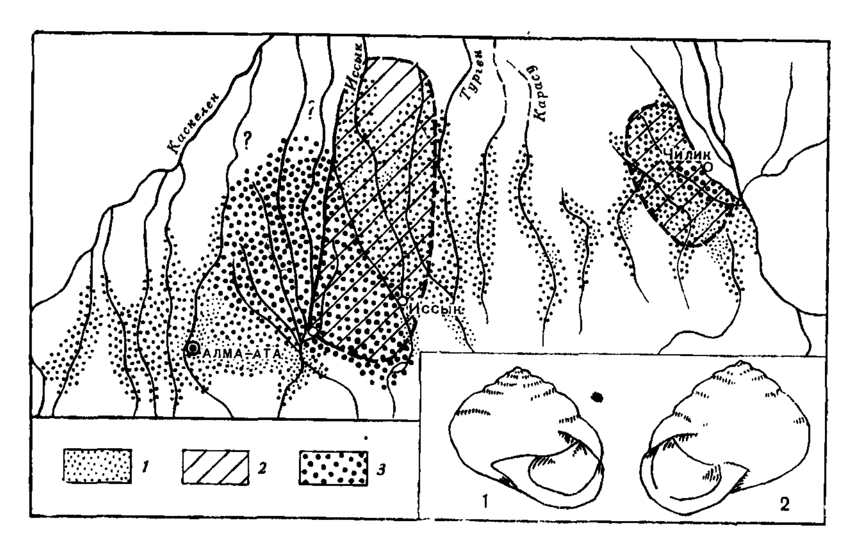


Рис. 12. Распространение право- (*1*) и левозавитых (*2*) форм наземного моллюска *Fruticicola lantzi* в разных участках Заилийского Алатау и изменение в распространении левозакрученных форм в популяции на протяжении 30 лет (по Цветкову, 1938; Яблокову, Валецкому, 1971)

1 — границы участка, *2* — 1936 г., *3* — 1969 г.

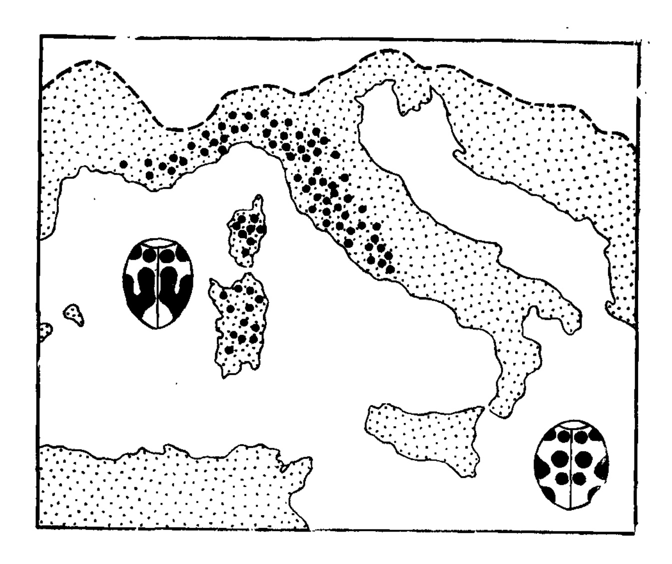


Рис. 13. Распространение полудоминантной мутации Elaterii (крупными точками) в части присредиземноморских популяций растительноядной божьей коровки *Epilachna chrysomelina* (из Тимофеева-Ресовского, 1939)

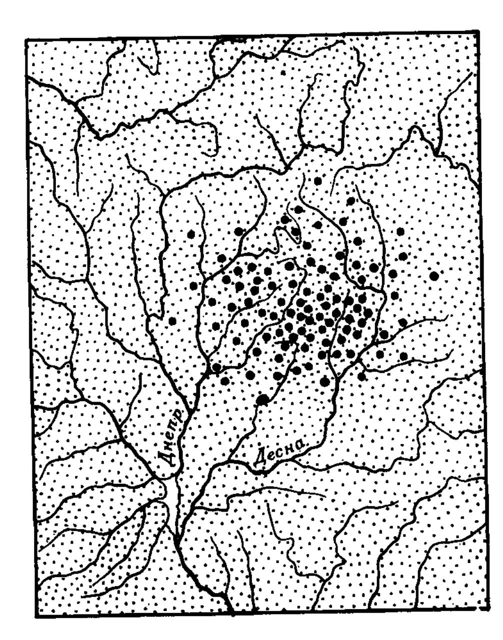
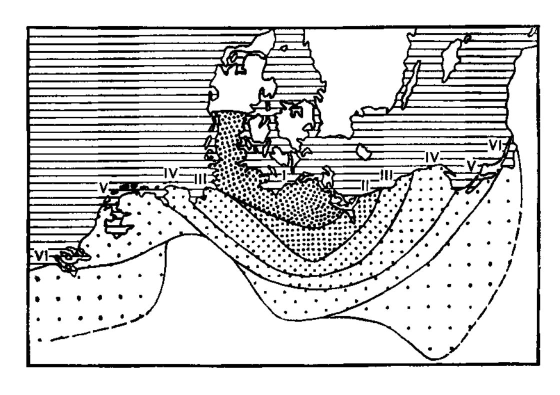


Рис. 14. Распространение руфинистической рецессивной мутации (крупные точки) в популяциях обыкновенного хоря (*Putorius putorius*) в междуречье Днепра и Десны (по Меландеру, 1926, из Тимофеева-Ресовского, 1939)

Рис. 15. Распространение в разных концентрациях рецессивной мутации simplex строения коренных зубов полевок *Microtus arvalis* на севере Средней Европы (по Циммерману, 1935, из Тимофеева-Ресовского, 1939)



части ареала божьей коровки *Epilachna chrysomelina*, ставшей ведущей формой на востоке французской Ривьеры, в северо-западной Италии и на Корсике. На рис. 14 приведено географическое распространение (в высоких концентрациях) рецессивной руфинистической мутации (светлая, желтоватая окраска меха) у обыкновенного хорька (*Putorius putorius*) в междуречье верхних Днепра и Десны. На рис. 15 приведено географическое распространение и концентрации рецессивной мутации, вызывающей признак simplex в зубах полевки *Microtus arvalis* в популяциях Северо-Западной Европы, а на рис. 16 — распространение своеобразной мутации расщепления пальцев у одного из видов дельфинов (*Delphinapterus leucas*). Наконец, на рис. 17 проведено

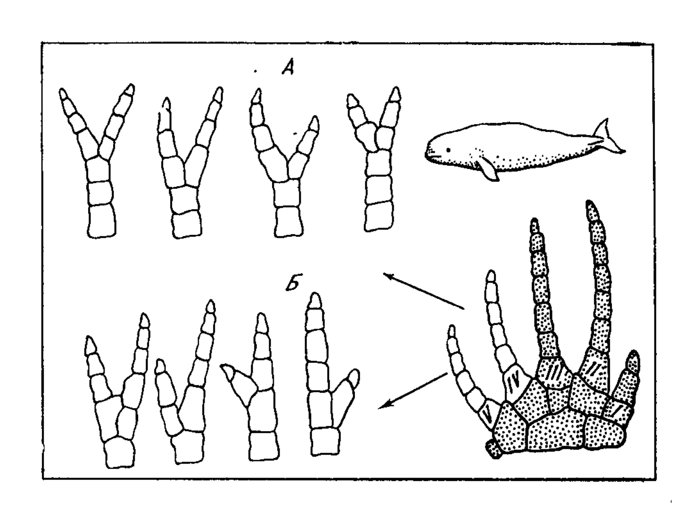


Рис. 16. Распространение мутации расщепления пятого (*1*) и четвертого (*2*) пальцев в передней конечности белухи (*Delphinapterus leucas*) в Северном Ледовитом (*А*) и Тихом океанах (*Б*) (по данным А. В. Яблокова)

современное распределение меланистической мутации у обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) вдоль северной границы ареала вида. Этот пример особенно интересен в том отношении, что до известной степени на наших глазах эта мутация распространялась на запад с конца XVIII в. Она была описана в качестве часто встречающейся формы в конце XVIII в. И. И. Лепехиным из Башкирии и с тех пор регистрировалась целым рядом зоологов, отмечавших повышенную концентрацию этой мутации все дальше и дальше на запад, пока уже в наше время она не перешла за Днепр. Исследования С. М. Гершензона (1941—1945) показали, что пестрая и черная формы различаются по выживаемости в зимний и летний периоды (см. рис. 17). Таким образом, эта мутация имеет определенное преимущество перед исходной «нормальной» формой у северной границы ареала вида.

В принципе то же относится и к хромосомным мутациям. В предыдущем разделе был уже приведен прекрасный пример (см. рис. 10) не только занятия определенных ареалов, но и участия в микрофилогенезе инверсий у *Drosophila persimilis* и *D. pseudoobscura*. В дополнение на рис. 18 приведено географическое распространение ряда «типов линейной последовательности генов» (т. е. комбинации из инверсий и дупликаций) в третьей хромосоме двух видов дрозофилы на западе Северной Америки. Внутрипопуляционный хромосомный полиморфизм обнаружен у 4% из 1500 кариологически изученных видов млекопитающих. По-видимому, этот процент отражает истинную долю видов, кариологически лабильных в данное время, тогда как 96% видов

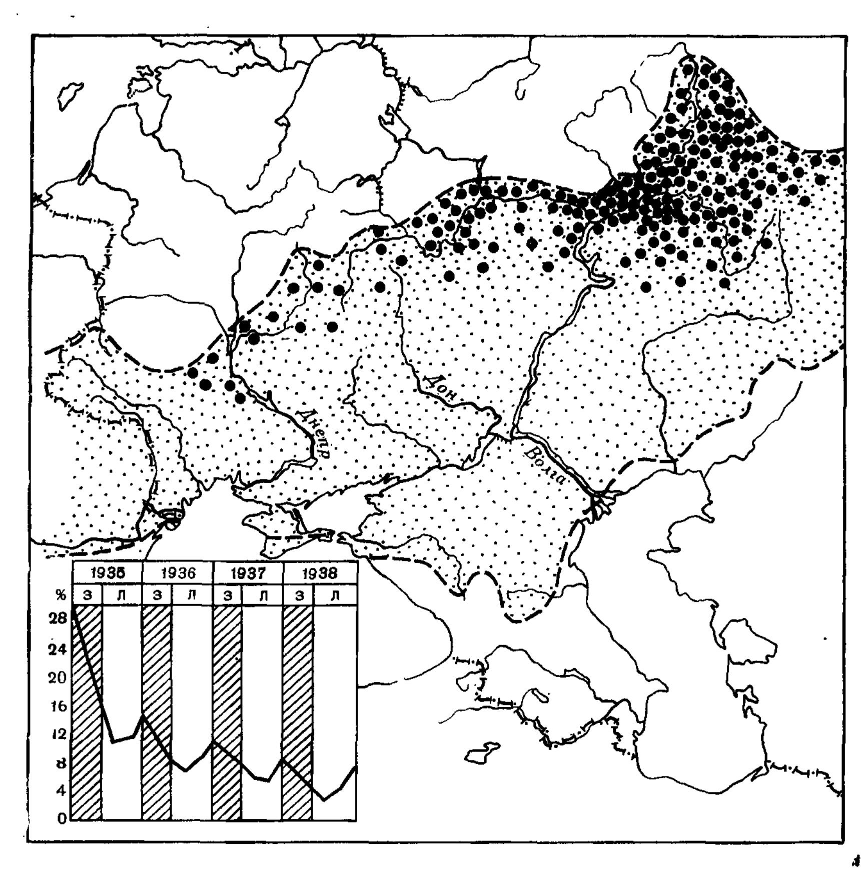


Рис. 17. Распространение меланистической рецессивной мутации у обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) вдоль северной границы ареала вида (по Кирикову, 1934) и сезонные (з — зима, л — лето) изменения численности меланистов в Полтавской области (по Гершензону, 1945)

характеризуется отсутствием внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма (Ляпунова, Картавцева, 1976). Широкий внутрипопуляционный полиморфизм обнаружен у роющего грызуна алтайского цокора *Myospalax myospalax*; на первых порах такой хромосомный полиморфизм, вероятно, существенно не нарушает генетической целостности вида, но затем он неминуемо должен вести к дивергенции ранее единого вида на популяции, мономорфные по тем или иным типам хромосомных перестроек (рис. 19).

С развитием только еще зарождающейся популяционной морфологии и фенетики (Яблоков, 1966, 1968б; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973) как в зоологии, так и в ботанике число примеров процесса распространения и занятия определенной территории отдельными мутациями, несомненно, возрастет. Пока, к сожале-

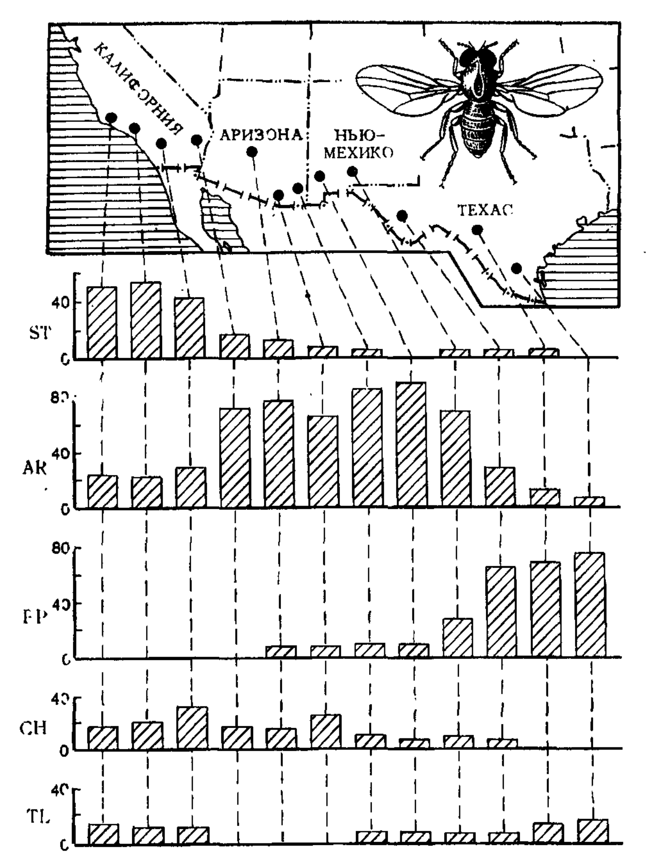


Рис. 18. Частоты пяти разных порядков генов в третьей хромосоме (*Drosophila pseudoobscura*) в 12 популяциях юго-запада США

Пример полиморфизма, обусловленного (по крайней мере частично) различным адаптивным значением хромосомных мутаций и их комбинаций в разных частях ареала вида (из Добржанского, 1970).

нию, систематики и биогеографы уделяют совершенно недостаточно внимания феногеографии. Но и приведенных примеров достаточно, чтобы показать, что мутации, занимая в ряде случаев определенный ареал, удовлетворяют и пятому из поставленных выше требований, «выходя» на историческую эволюционную арену.

Генетические различия между природными таксонами

Совершенно естественно, что точный генетический анализ различий между природными таксонами возможен лишь у скрещивающихся между собой форм. В случае нескрещивающихся форм (разных видов) можно лишь на основании косвенных данных

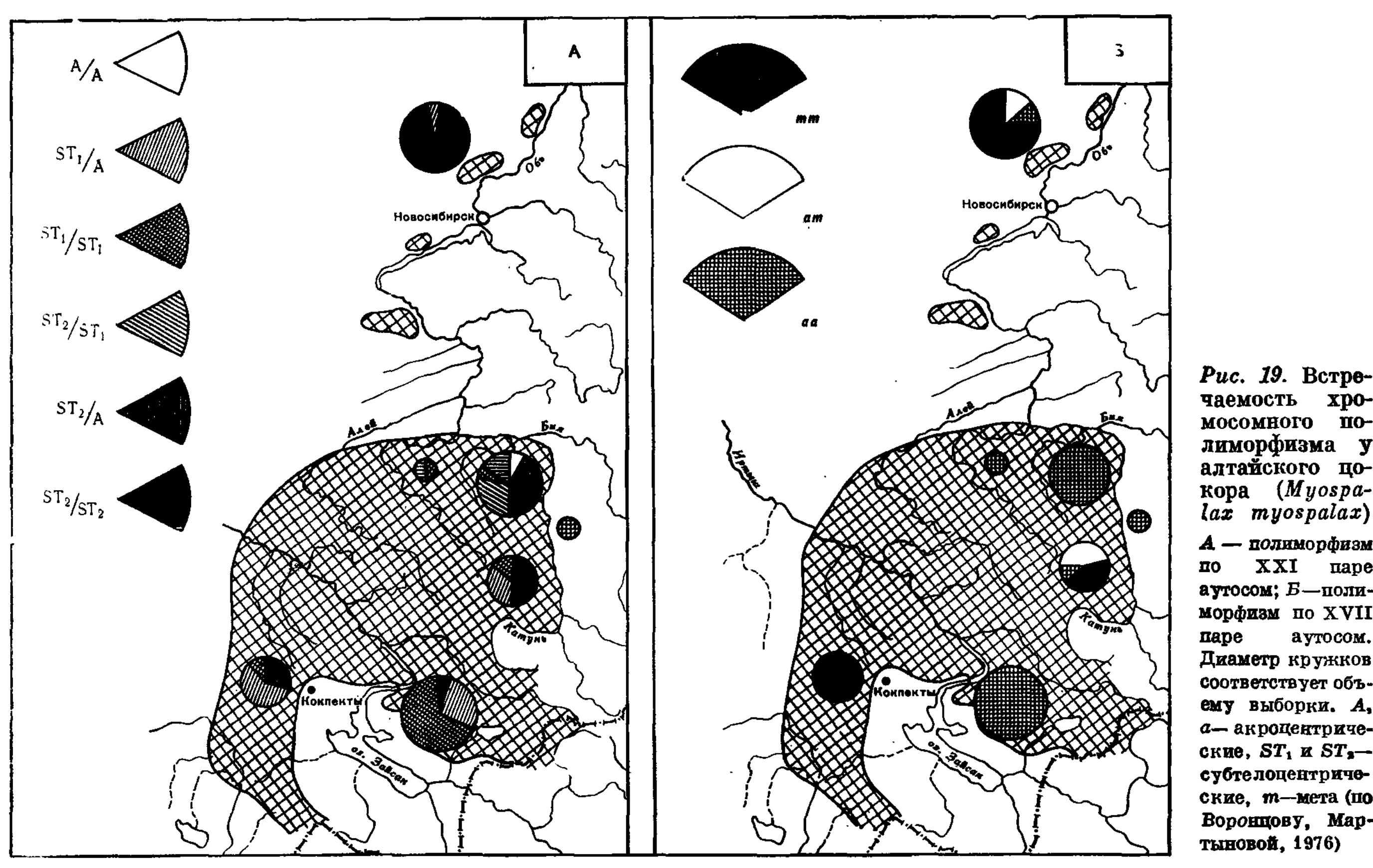


Рис. 19. **Встречаемость хромосомного полиморфизма у алтайского цокора** (*Myospalax myospalax*)

***А* — полиморфизм по XXI паре аутосом; *Б*—полиморфизм по XVII паре аутосом. Диаметр кружков соответствует объему выборки. *А*, *а*— акроцентрические, ST_1 и ST_2— субтелоцентрические, *m*—мета (по Воронцову, Мартыновой, 1976)**

(например, генетического анализа в пределах одного вида и фенотипической аналогии между разными видами — использование «закона гомологических рядов» Н. И. Вавилова) судить о различиях между нескрещивающимися формами по отдельным мутациям.

В качестве примера на рис. 20 приведена частота встреч второй дополнительной кубитальной поперечной жилки на крыльях

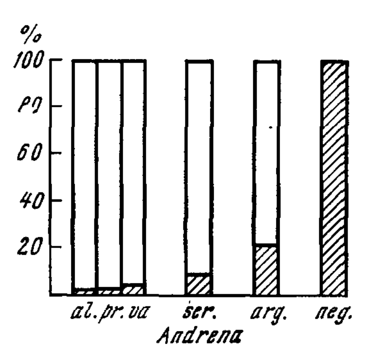


Рис. 20. Частота встречаемости (по оси ординат, в %) двойной второй кубитальной жилки у самцов шести видов ос рода *Andrena* (по Циммерману, 1933, из Тимофеева-Ресовского, 1939)

шести различных видов земляных ос из рода *Andrena.* У двух из видов было установлено, что этот признак моногибридно определяется рецессивной мутацией. У трех видов рода (*A. albicans, A. praecox* и *A. vaga*) этот признак встречается в качестве крайне редкой аберрации, у двух других видов (*A. sericea* и *A. argentata*) — в качестве относительно частых аберраций, а у одного вида (*A. neglecta*) этот признак является видовым, встречаясь у всех особей.

На рис. 21 приведены комбинации из пяти альтернативных пар признаков, по-видимому, каждая определяемая парой моногибридно расщепляющихся аллелей, у различных островных популяций (подвидов) тропической птицы *Pachicephala pectoralis* на Соломоновых островах. На рис. 22 приведены четыре различные моногибридно наследуемые формы окраски элитр божьей коровки *Harmonia axyridis* в разных популяциях Восточной Азии; здесь, как и в предыдущем случае, разные популяции отличаются друг от друга количественно разным участием в них различных мутаций.

На рис. 23 приведено географическое распределение трех «температурных рас» *D. funebris*, отличающихся друг от друга разными наборами «малых» мутаций (эти расы хорошо соответствуют физико-географическим условиям в разных участках Западной Палеарктики: северо-западная раса устойчивее юго-западной к низким температурам, а восточная раса, занимающая территорию с континентальным климатом, устойчива и к высоким, и к низким температурам). Наконец, на рис. 24 приведено географическое распределение генов-модификаторов, определяющих

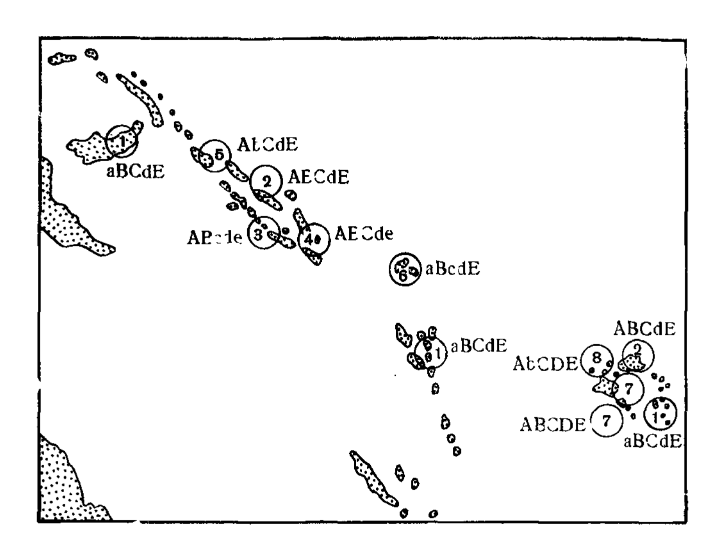


Рис. 21. **Распространение восьми различных комбинаций пяти пар альтернативных признаков окраски тропической мухоловки *Pachycephala pectoralis* на Соломоновых островах (по Майру, 1940)**

A — горло желтое; *a* — горло белое; *B* — присутствие полосы на груди; *b* — отсутствие полосы; *C* — оливковый цвет спины; *c* — более черный цвет спины; *D* — голова желтая; *d* — голова черноватая; *E* — крылья с цветной окраской; *e* — крылья черные

Рис. 22. **Распространение четырех (*1–4*) моногибридно наследуемых форм окраски элитр божьей коровки *Harmonia axyridis* в разных районах Восточной Азии (по Добржанскому, 1937)**

Рис. 23. Распространение в западной Палеарктике трех (*1—3*) «температурных рас» *Drosophila funebris*, отличающихся наборами малых мутаций

Показана июльская изотерма 20°, январская изотерма —5° и линия среднегодичных колебаний 25° (по Тимофееву-Ресовскому, 1934)

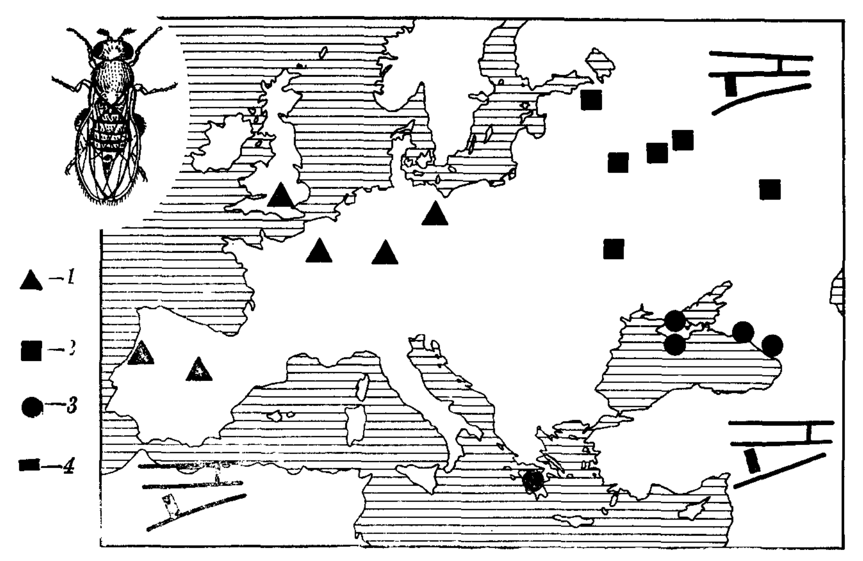


Рис. 24. Распространение малых мутаций («генов-модификаторов»), определяющих три разных варианта в исчезновении второй поперечной жилки на крыльях мутантов vti у *Drosophila funebris* в различных районах Европы (из Тимофеева-Ресовского, 1934)

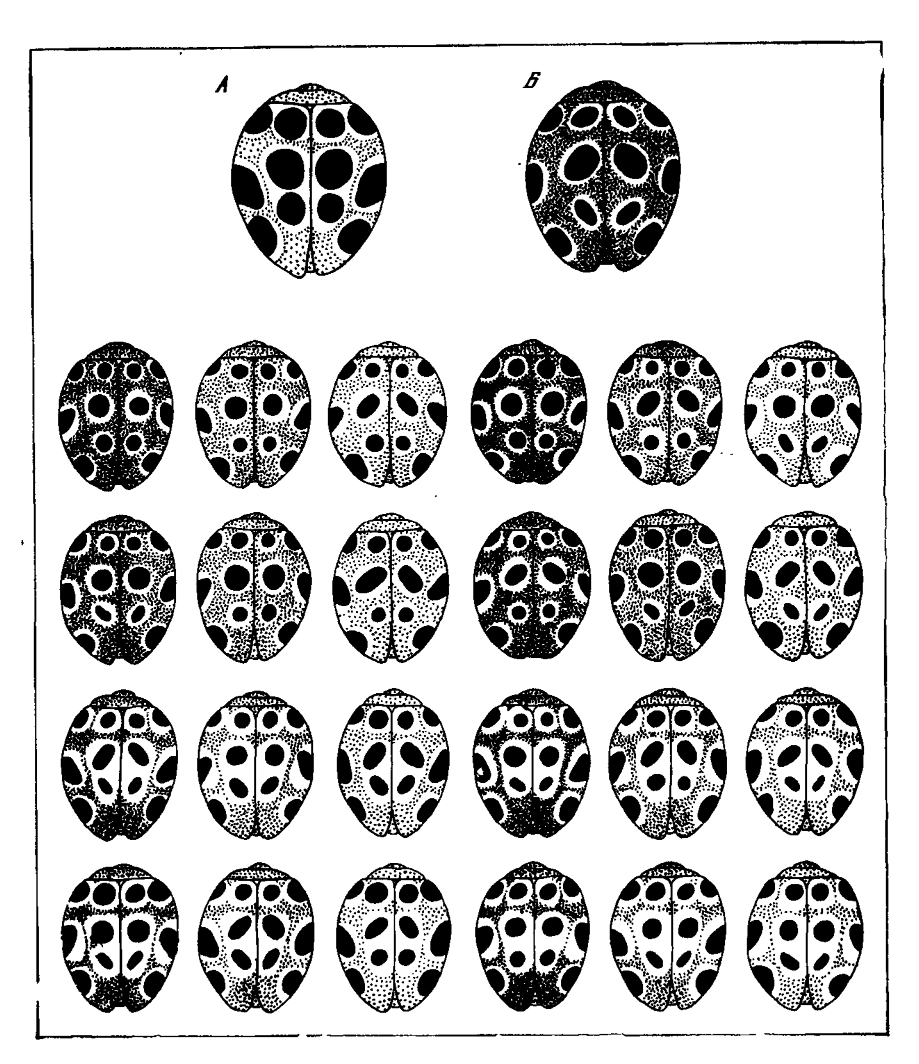


Рис. 25. Пример относительно сложного расщепления по многим признакам в результате скрещивания двух подвидов божьей коровки *Epilachna chrysomelina* [с о. Корфу (*А*) и из Северной Африки (*В*)]

Изображена лишь часть (24) комбинаций менделирующих признаков, выщепляющихся во втором поколении от этого скрещивания. В пределах вида *E. chrysomelina* между разными популяциями и подвидами было проведено очень много исследований, и признаки анализировались на материале от тысяч до десятков тысяч особей на скрещивание; ни в одном случае не были найдены достоверные отличия от ожидаемых менделевских расщеплений. Такие же классические менделевские расщепления были получены и для таких физиологических признаков, как реакция на свет и зимний перерыв в кладке яиц из Бауэра, Тимофеева-Ресовского, 1943)

три разных варианта исчезновения второй поперечной жилки на крыльях *D. funebris*, гомозиготной по мутации vti. Этот пример интересен тем, что гены-модификаторы сами морфологически установимо не проявляются; мутация vti, экспериментально вводимая в генотипы географически различных популяций, является своего рода «выявителем» скрытых генетических различий.

В нескольких случаях как у растений, так и у животных проводился достаточно точный и тщательный генетический анализ результатов скрещиваний между подвидами, отличающимися по целому комплексу признаков. Наиболее известны монографические работы Э. Бауэра с сотрудниками по львиному зеву (*Antirrhinum*), И. Клаузена — с фиалками (*Viola*), А. Мюнтцинга — с пикульниками (*Galeopsis*), Р. Гольдшмидта — с непарным шелкопрядом (*Porthetria dispar*), Ф. Самнера и его сотрудников и последователей — с мышевидными хомячками рода *Peromyscus* и генетико-систематический анализ подвидов и популяций божьей коровки *Epilachna* (рис. 25).

Во всех случаях, в которых проводился достаточно точный анализ качественных и количественных признаков, по которым отличаются природные таксоны, было найдено менделевское расщепление этих признаков в скрещиваниях. Иначе говоря, не было обнаружено никаких генетически неизвестных наследственных различий между природными таксонами; они всегда отличаются друг от друга комбинациями генных, хромосомных и (особенно у растений) геномных мутаций.

Ряд близких видов, не дающих плодовитого потомства при скрещиваниях, отличается друг от друга хромосомными или геномными мутациями, которые, как показано в большом числе специальных опытов, изменяют число жизнеспособных гамет у гибридов в результате нарушений механизма мейоза.

Таким образом, и последнее требование (наличие генетических различий между природными таксонами) выполняется.

Глава пятая

ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ

В гл. I уже упоминалось о том, что бесконечно большая, панмиктическая популяция, содержащая в определенных количественных соотношениях ряд различных менделирующих факторов, быстро стабилизируется по количественным соотношениям содержащихся в ней генов. Для того чтобы эти количественные соотношения генов изменились, на популяцию должны оказывать давление определенные факторы. В настоящей главе мы по-

пытаемся выделить, дать достаточно строгую формулировку и оценить специфическую роль таких эволюционных факторов, приводящих к изменению генотипического состава популяции, т. е. к сформулированному в гл. III «элементарному эволюционному явлению».

1. Требования к эволюционным факторам

В предыдущих главах было показано, что элементарными эволюционными структурами являются популяции, а элементарными эволюционными явлениями — изменения их генотипического состава. Было также показано (гл. IV), что элементарным материалом эволюции служат мутации. В гл. III было подчеркнуто, что элементарные эволюционные явления еще не следует считать эволюционным процессом. Последний представляет собой векторизованный, направленный процесс изменения дискретных форм живых организмов на Земле. Он характеризуется адаптациями к абиотической и биотической среде, связанным с ними усложнением и дифференцировкой в онтогенезах живых организмов и, как результат последних, эволюционным прогрессом.

Для осуществления пусковых механизмов эволюции необходимы, следовательно, минимум три типа факторов, оказывающих давление на популяции. Прежде всего необходимо наличие фактора или факторов, поставляющих в популяции новый элементарный эволюционный материал, т. е. позволяющий осуществиться элементарному эволюционному явлению — изменению генотипического состава популяции. Далее, необходимо наличие фактора или факторов, расчленяющих одну исходную популяцию на две или несколько новых, так как из наблюдений в природе мы знаем о наличии большого числа различных по генотипическому составу и численности внутривидовых популяций, разделенных самыми разнообразными и в разной степени выраженными изоляционными барьерами. Иначе говоря, необходимо предположить наличие факторов, создающих такие барьеры. Наконец, необходимо наличие фактора или факторов, определяющих появление адаптаций и изменения и усложнения организации самих живых организмов, иными словами — факторов, собственно направляющих эволюционный процесс. Все эти типы факторов должны оказывать определенное давление на популяции, в результате чего и будут возникать изменения генотипического состава популяций, а в дальнейшем и определяться судьба таких измененных популяций в структуре соответствующих видов.

Элементарные эволюционные факторы следует вычленить, с одной стороны, исходя из характера и природы их воздействия на популяции и, с другой стороны, исходя из результатов оказываемого ими давления на популяции. При таком вычленении необходимым и достаточным оказывается наличие четырех элементарных эволюционных факторов, из которых, как мы увидим

далее, два первых являются поставщиками эволюционного материала (хотя по своей природе они обладают совершенно различными механизмами действия), третий является основным фактором создания внутрипопуляционных барьеров, тем самым подразделяя одну исходную популяцию на две или более новых, а четвертый — единственным направляющим фактором эволюции.

2. Мутационный процесс

Первым фактором, «поставщиком» нового элементарного материала в популяции, является мутационный процесс. Разнообразные возникающие мутанты являются носителями элементарных единиц наследственной изменчивости — мутаций; в сумме они являются элементарным эволюционным материалом. Но, как уже достаточно подробно разбиралось в гл. IV, сам *процесс* их возникновения — спонтанный мутационный процесс — количественно и качественно характеризуется совершенно определенными чертами. Этот спонтанный мутационный процесс как таковой является элементарным эволюционным фактором, оказывающим определенное давление (количественное воздействие) на популяции всех живых организмов.

Общая характеристика мутационного процесса

Прежде всего еще раз охарактеризуем мутационный процесс с количественной стороны, так как она определяет степень возможных давлений, оказываемых этим фактором на популяцию. Вследствие большого числа генов и хромосомных локусов у всех, даже простейших живых организмов и относительно высокой стабильности хромосом как основных управляющих систем и кодов наследственной информации, передаваемых от поколения к поколению, частота возникновения отдельных определенных мутаций всегда относительно очень низка; пределы частот отдельных спонтанных мутаций лежат между 10^{-10} и 10^{-4} на поколение (табл. 3). Но в связи с большим числом генов и хромосомных локусов общая частота всех возникающих мутаций у живых организмов относительно высока — от единиц до нескольких десятков процентов. Следовательно, мутационный процесс оказывает вполне ощутимое давление на популяцию, хотя на отдельные мутантные признаки это давление весьма невелико.

Следует особенно подчеркнуть, что значительная часть вновь возникающих мутаций, не входящих в «нормальный» тип популяции, биологически «хуже» исходного: относительно высокий процент вновь возникающих мутаций представлен резко патогенными и даже летальными в гомозиготном состоянии (у дрозофилы частота летальных мутаций, возникших только в X-хромосоме, от 0,05 до 1,7%). Мы уже ранее упоминали, что этого и следует ожидать: входящий в более или менее длительно существующий

Таблица 3

Частоты отдельных спонтанных мутаций у различных организмов
(из Добржанского, 1970, по Стрикбергеру, 1968 с сокращением)

Вид и признак	Частота мутаций на поколение
Кишечная палочка	
Устойчивость к стрептомицину	4×10^{-10}
Устойчивость к фагу T1	3×10^{-7}
Независимость от лейцина	7×19^{-9}
Независимость от триптофана	6×10^{-7}
Сальмонелла	
Независимость от триптофана	5×10^{-7}
Диплококк	
Устойчивость к пенициллину	10^{-6}
Нейроспора	
Независимость от аденина	8×10^{-8}—29×10^{-7}
Дрозофила	
Желтое тело	$1,2 \times 10^{-4}$
Коричневые глаза	3×10^{-5}
Черное тело	2×10^{-5}
Безглазие	6×10^{-5}
Кукуруза	
Сморщенные семена	$1,2 \times 10^{-6}$
Отсутствие хлорофилла	$2,3 \times 10^{-6}$
Домовая мышь	
Коричневая окраска	$8,5 \times 10^{-6}$
Розовые глаза	$8,5 \times 10^{-6}$
Пегость	$1,7 \times 10^{-5}$
Человек	
Ретинобластома	$1,2 \times 10^{-5}$
Ахондроплазия	$4,2 \times 10^{-5}$
Микрофтальмия	$1,4 \times 10^{-4}$
	$0,5 \times 10^{-5}$
Хорея Хантигтона	$0,5 \times 10^{-5}$

«нормальный» комплекс генотипов природных популяций состав аллелей и хромосомных конфигураций, пройдя длительный отбор на лучшие генотипические комбинации, естественно, оказывается более приспособленным к данным условиям биотической и абиотической среды, чем вновь возникающие аллели и хромосомные конфигурации. Это, конечно, в известной степени сокращает тот поток новых аллелей и хромосомных конфигураций, которые могут явиться новым материалом для эволюционных изменений. Надо, однако, подчеркнуть и то, что и среди мутаций, оказывающихся «хуже» исходного материала, большинство не обладает заметно пониженной, а некоторые имеют даже повышенную относительную жизнеспособность в гетерозиготном состоянии: поэто-

му мутации, возникая всегда в гетерозиготном состоянии, могут относительно долго «держаться» (в низких концентрациях) в популяциях и входить в результате скрещиваний и возникновения новых комбинаций в другие генотипы, где они могут оказаться жизнеспособными или «дождаться» возникновения таких локальных условий, в которых они смогут оказаться выгодными. Наконец, некоторая часть возникающих мутаций с самого начала, несомненно, не подвергается воздействию (во всяком случае, резкому) отрицательного отбора.

Эволюционное значение мутационного процесса

Мутационный процесс как эволюционный фактор поддерживает высокую степень гетерогенности природных популяций. Может ли он, однако, являясь источником наследственной изменчивости, направлять эволюционные изменения? Вспомним два обстоятельства. Во-первых, как уже говорилось в гл. IV, мутационный процесс является «случайным»; возникают самые разнообразные мутации, изменяющие исходные признаки и свойства в различных направлениях, осуществляя в классической форме «неопределенную изменчивость» Ч. Дарвина. Такая ненаправленность мутационного процесса сама уже делает весьма невероятной возможность его направляющего влияния на протекание эволюционных изменений. Во-вторых, мы уже говорили, что давление мутационного процесса, хотя и вполне ощутимо, но относительно невелико; давления других факторов перекрывают давление мутационного процесса в обычных природных условиях (см. далее).

Конечно, как уже говорилось в гл. IV, мутационный процесс неизбежно ограничен онтогенетическими возможностями каждой в данный момент существующей формы соответствующих живых организмов. Это, с одной стороны, лежит в основе «закона гомологических рядов», сформулированного Н. И. Вавиловым и выражающегося в параллелизме изменчивости филогенетически близких форм, уменьшающейся с увеличением степени филогенетической дивергенции. С другой стороны, возникновение новых онтогенетических возможностей и предпосылок в процессе эволюционных изменений (возникающих на основе постепенного включения новых мутационных изменений и комбинаций в генотипические смеси природных популяций вида) будут несколько изменять и качественный спектр мутационного процесса. Наконец, уже упоминавшаяся относительно высокая стабильность генотипов организмов по отношению к вариациям встречающихся в природных популяциях внешних воздействий делает невозможным и направляющее влияние условий среды как таковых (через соответствующие изменения качественного спектра мутационного процесса) на ход эволюционных изменений.

Таким образом, *мутационный процесс является лишь фактором-поставщиком элементарного эволюционного материала.* Его давление на природные популяции всегда существует и поддерживает на высоком уровне гетерогенность этих популяций. В то же время по всем своим основным свойствам мутационный процесс является фактором, не способным (как таковой или через воздействие на него окружающей среды) оказывать направляющее влияние на процесс эволюции.

3. Популяционные волны

Следующий элементарный эволюционный фактор, который может быть назван «популяционные волны», имеет совершенно иную природу, нежели мутационный процесс; в то же время, подобно мутационному процессу, он по природе своей статистичен.

Еще в 1905 г. С. С. Четвериков опубликовал чрезвычайно интересную работу под заглавием «Волны жизни». В этой работе им было показано, что у всех живых организмов все популяции всегда подвержены количественной флуктуации численности входящих в них особей. Характер, причины и размах таких колебаний численности могут быть очень различными; существенно лишь то, что в данном случае идет речь о флуктуациях, т. е. колебаниях в положительную и отрицательную стороны, сменяющих одна другую более или менее регулярно, а не о постоянных, векторизованных процессах. Причины таких флуктуаций могут быть весьма различны. В одних случаях они связаны с сезонной периодикой (например, у многих насекомых и других животных с относительно коротким жизненным циклом, а также у многих однолетних растений), в других — с более длинными и менее регулярными периодами, связанными с флуктуациями климатических условий или урожая кормов. Наконец, в ряде случаев могут иметь место апериодические, основанные на случайных «катастрофах», изменения численности, возникающие в результате наводнений, лесных пожаров, исключительных засух или морозов и т. д. Такие катастрофы ведут к резкому сокращению численности, затем восстанавливающейся и переходящей на уровень нормальных флуктуаций.

Примеры «волн жизни»

Теперь можем с полной определенностью утверждать, что в биосфере Земли не существует популяций, не подверженных количественным флуктуациям, хотя диапазон этих колебаний может быть очень различен. У некоторых организмов (например, у многих древесных пород) такие колебания в связи с большой длительностью отдельных поколений протекают чрезвычайно медленно, часто ускользая от нашего непосредственного наблюдения.

У других организмов они выражены весьма ясно и бросаются в глаза каждому; достаточно вспомнить о колоссальных сезонных колебаниях численности многих животных. Попытки количественных, правда, в большинстве случаев еще не очень точных оценок приводят к отношениям численности особей в соответствующих популяциях в сезоны пика и спада до порядков 1 : 1 000 000, а иногда и более. Такие колоссальные колебания характерны, однако, лишь для популяций организмов с короткими жизненными циклами и соответственно несколькими поколениями за вегетационный сезон.

Почти те же пределы размаха колебаний численности в периоды пика и спада наблюдаются во многих случаях несезонных, периодических или непериодических колебаний численности многих «вредителей» или видов, связанных со значительными колебаниями кормовых объектов, в свою очередь зависящих иногда от сложных констелляций многих факторов; широко известны массовые инвазии насекомых-вредителей (непарного шелкопряда, вредной черепашки, бабочки-монашенки, гессенской мухи, саранчи и многих др.), общеизвестны годы «мышиной напасти», известны резкие «волны жизни», связанные с урожаем и неурожаем кормов у белок, зайцев, леммингов, известны связанные с резкими волнами жизни других животных колебания численности хищников и паразитов (у лис, песцов, хищных птиц, многих насекомых, клещей и т. д.), известны колебания численности некоторых однолетних растений. Наконец, столь же общеизвестны случаи массовых вспышек численности видов, попадающих в новые регионы, в которых отсутствуют их естественные враги. Такие апериодические резкие вспышки постепенно, по мере «освоения» местными биогеоценозами новых пришельцев, переходят в обычные, естественные флуктуации численности (кролики в Австралии или в Новой Зеландии, канадская элодея в Палеарктике, ондатра в Европе, американские сельскохозяйственные вредители в Евразии, домовые воробьи в Америке и т. д.). Менее известны и изучены аналогичные резкие апериодические «волны жизни», возникающие в результате «катастроф». Обычно в результате уничтожения одних видов резко возрастает численность других, ранее подавляемых или ограниченных «насыщенностью» соответствующих биогеоценозов и эдафических пространств.

Сказанное выше можно проиллюстрировать несколькими примерами. На рис. 26 хорошо видна корреляция между численностями жертвы (заяц) и хищника (рысь, лисица, волк); зависимость осенней численности землероек от метеорологических условий предыдущей весны и зависимость численности белки от урожая семян ели в предыдущем году, а также изменения численности горностая в разные годы в разных районах Якутии (последний пример интересен тем, что показывает возможность независимого колебания численности в соседних популяциях).

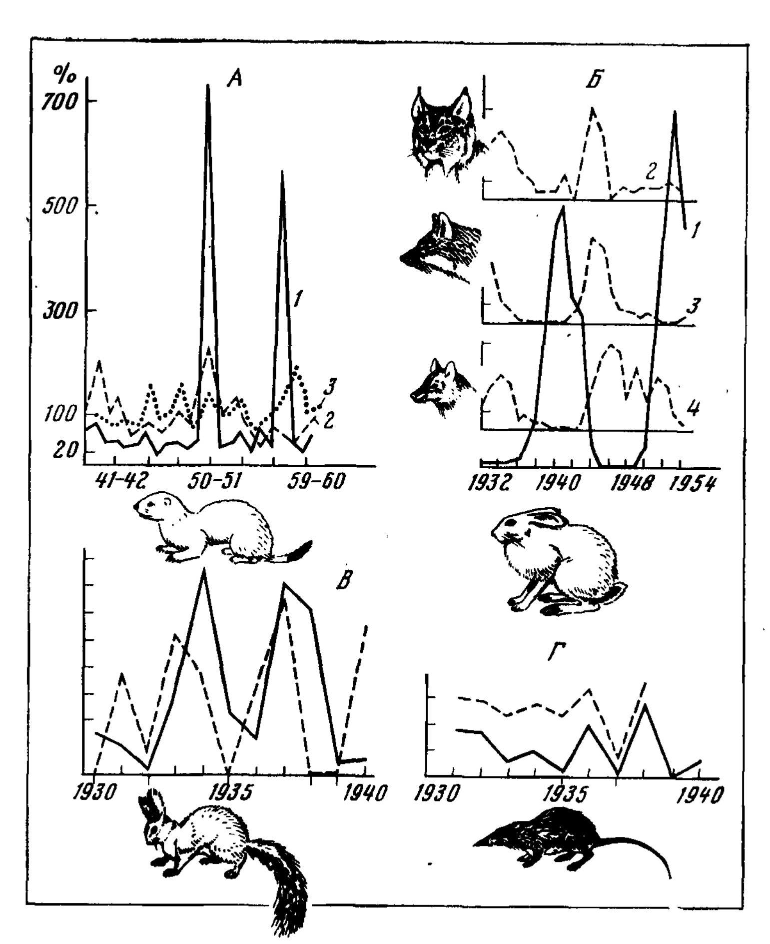


Рис. 26. Колебание численности некоторых млекопитающих

А — горностай (*Mustela nivalis*): *1* — северные популяции; *2—3* — южные районы (по Тавровскому, 1964); *Б* — заяц-беляк (*Lepus timidus*): хищники (*2* — рысь, *3* — волк, *4* — лисица) в центральных районах европейской части СССР (по Попову, 1960); *В* — обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris*) (сплошная линия) и величина урожая семян ели (*Picea excelsa*) в Костромской области; *Г* — землеройки рода *Sorex* и максимальная высота паводков в разные годы в той же области (по Формозову, 1948)

На рис. 27 в схематизированной форме приведено распределение во времени годов с «мышиной напастью» в России более чем за сто лет, с 1820 по 1930 г. На рис. 28 изображены крупномасштабные (1 : 1800) изменения численности бабочки *Dendrolimus* и, наконец, на рис. 29 — сезонные колебания численности большой синицы (*Parus major*); на последнем рисунке видно, что, несмотря на колебания численности по сезонам, весенняя численность остается год от года примерно одинаковой. В завер-

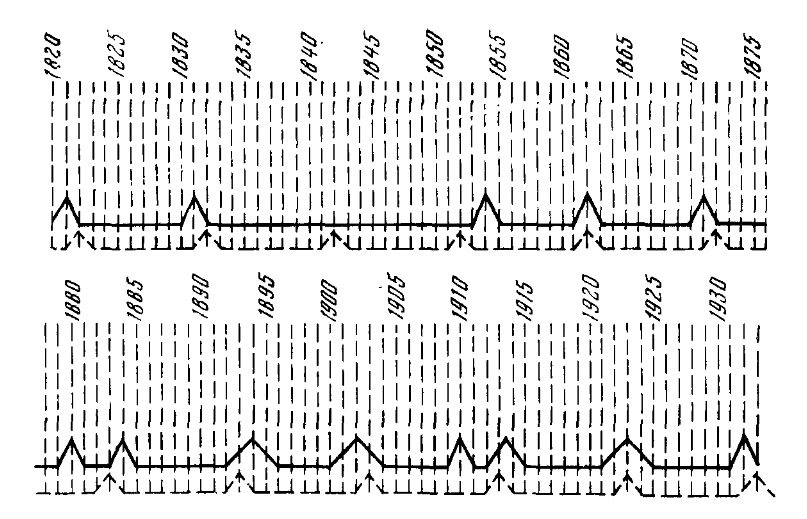


Рис. 27. Распределение годов с «мышиной напастью» в России за 120 лет (по Виноградову, 1934)

Видно, что за 12 десятилетий было 13 «мышиных годов»; следовательно, распространенное мнение о непосредственной связи массовых размножений мышевидных грызунов с одиннадцатилетними периодами солнечной активности оказывается (во всяком случае на этом примере) артефактом, основанным на случайном совпадении во времени нескольких солнечных (пунктир) и «мышиных» циклов

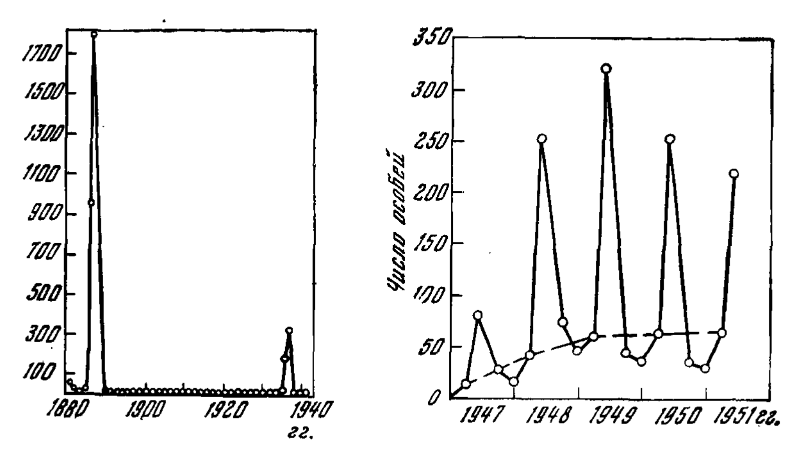


Рис. 28. Изменение численности особей в популяции соснового коконопряда *Dendrolimus pinii* в одном из районов ФРГ за 60 лет

По оси ординат — число зимующих личинок бабочки на 100 м² (по Швердтфегеру, 1941, из Лэка, 1955)

Рис. 29. Сезонные колебания численности популяции большой синицы (*Parus major*) в окрестностях Оксфорда (Англия)

Несмотря на довольно значительный размах сезонных колебаний (1 : 5,1 : 6), весенняя численность (пунктир) остается примерно на одном и том же уровне (из Лэка, 1955)

шение этой серии примеров на рис. 30 в эксперименте показаны формы типичных кривых изменения численности в пределах одной «волны жизни» в системе «хищник — жертва».

В некоторых случаях удается наблюдать и описать в природе расширение или сокращение ареалов некоторых видов в очень больших масштабах; в этих случаях «волны жизни» популяций

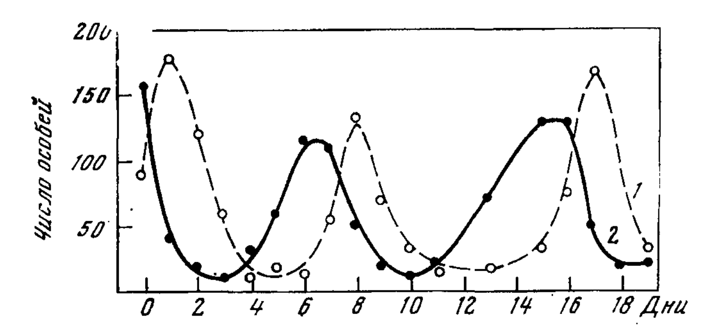


Рис. 30. Динамика численности популяций хищника и жертвы в экспериментальных условиях

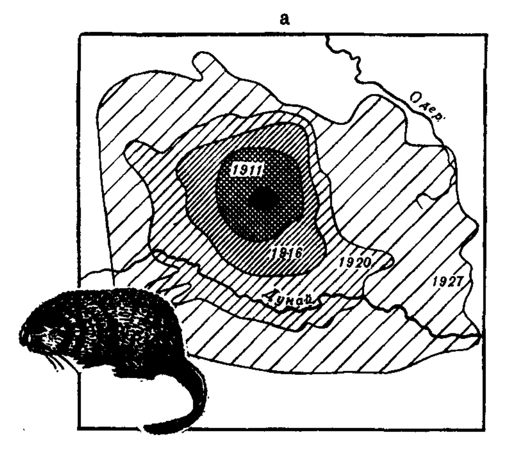
1 — численность особей в популяции парамеции *Paramecium aurelia* (хищник); 2 — численность особей в популяции дрожжей *Saccharomyces exiguus* (жертва) (по Гаузе, 1936)

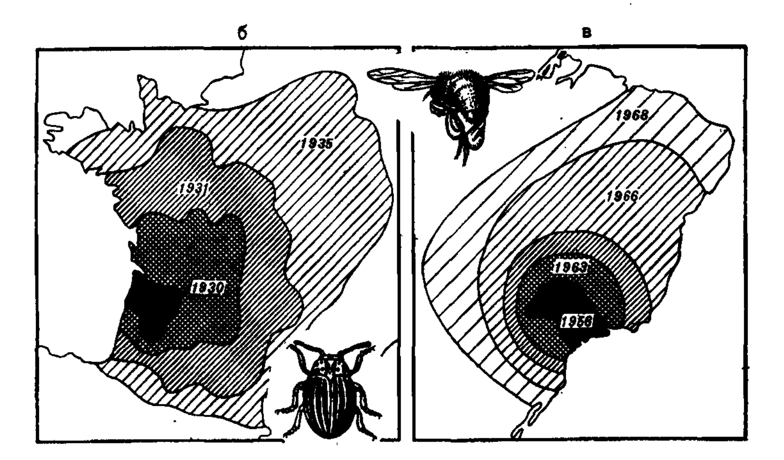
(обычно на одной из границ ареала) являются своего рода «пусковыми механизмами» и сопровождающими экспансию факторами. На рис. 31 приведено несколько примеров таких территориальных экспансий различных видов, связанных с волнами жизни. Приведенные примеры показывают быстрые вспышки расселения, неизбежно связанные со столь же резким увеличением численности иноземных видов, попадающих в условия, благоприятствующие их размножению и расселению главным образом из-за отсутствия естественных врагов.

Следующие примеры иллюстрируют быстрое расселение и связанное с этим повышение численности в естественных условиях, выражающиеся в расширении в определенном направлении видового ареала. На рис. 32 приведено расселение на северо-восток канареечного вьюрка (*Serinus canaria*) с 1800 до 1925 г. из его исходного средиземноморского ареала до юго-восточных побережий Балтийского и северо-западных Черного моря; европейскими орнитологами расселение канареечного вьюрка за этот период точно прослеживалось от десятилетия к десятилетию (Майр, 1926). В дальнейшем вплоть до настоящего времени канареечный вьюрок продолжал распространяться все дальше на восток и достиг сейчас нижнего и среднего Днепра. Распространение на север и восток за последние 130 лет зайца-русака (*Lepus europaceus*), по-видимому, можно считать случаем проникновения этого вида на создаваемые человеком культурные ландшафты.

Рис. 31. Примеры быстрых территориальных экспансий некоторых видов животных

а — начальные стадии расселения ондатры (*Ondatra zibetia*) в Средней Европе с 1909 по 1927 г.; *б* — одна из экспансий колорадского жука (*Leptinotersa decimlineata*) в Европе; *в* — экспансия африканского подвида медоносной пчелы (*Apis mellifera adansonii*) в Южной Америке (по данным разных авторов из Тимофеева-Ресовского и др., 1973)





Для изученных животных и растений можно привести большое количество таких примеров; достаточно упомянуть более или менее количественно изученные расширения ареалов на север у вороны, галки, сороки и домового воробья в пределах Центра Европейской части СССР (Смолин, 1948). На рис. 33 приведен своеобразный пример волн жизни, показывающий распределение и величину очагов массового размножения водяной крысы (*Arvicola terrestris*) в лесостепной полосе Западной Сибири на протяжении семи смежных лет.

Эволюционное значение популяционных волн

Еще С. С. Четвериков указал на возможное эволюционное значение «волн жизни», часто связанных с соответствующими флуктуациями занимаемых популяциями территорий; иногда они сопровождают относительно быстрые расширения (или сокраще-

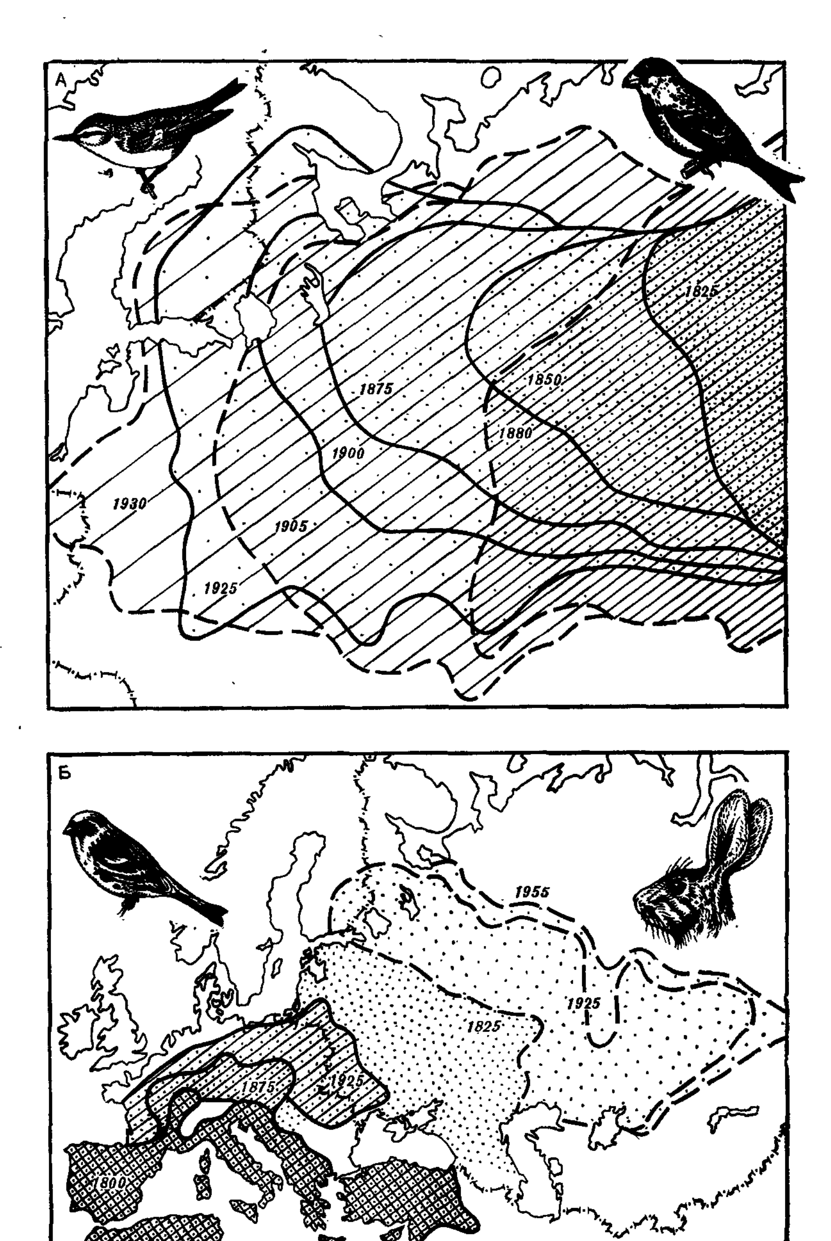


Рис. 32. Примеры быстрых территориальных экспансий некоторых видов животных

А — распространение на запад овснпки-дубровника (*Emberiza aurelia* — сплошные линии) и зеленой пеночки (*Philloscopus trochiloideus* — пунктир) (по Промптову, 1934, из Тимофеева-Ресовского, 1939б); *Б* — расселение на северо-восток канареечного вьюрка (*Serinus canaria*) и (пунктир) зайца-русака (*Lepus europaeus*) (по Тимофееву-Ресовскому, 1938)

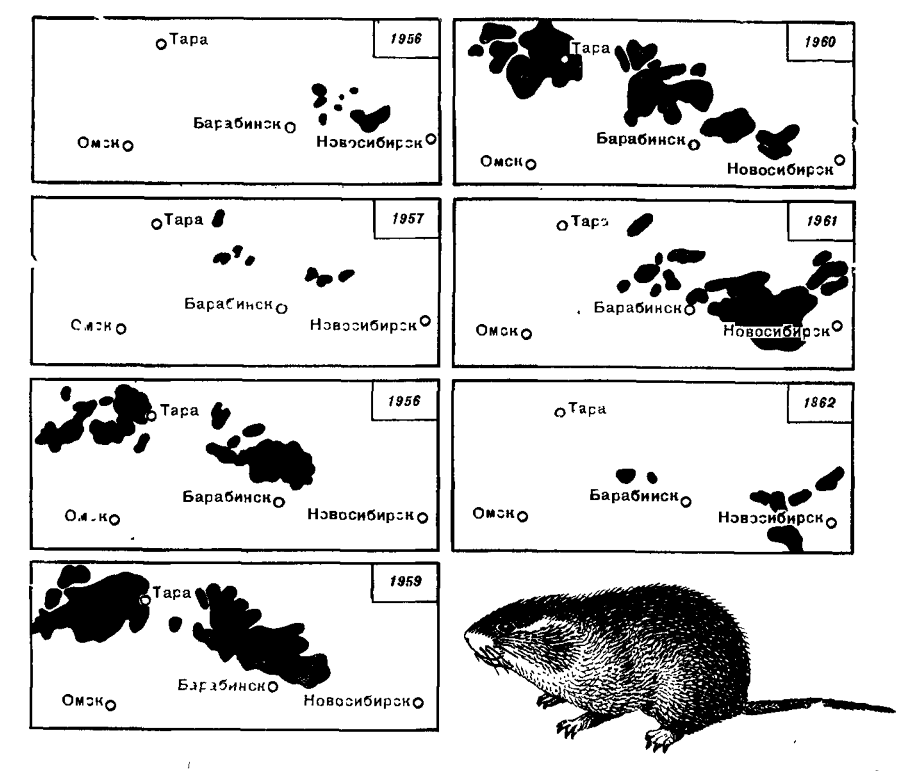


Рис. 33. Распределение и величина очагов массового размножения водяной полевки (*Arvicola terrestris*) в лесостепной зоне Западной Сибири на протяжении семи лет (по Максимову и др., 1965)

ния) ареалов видов или их значительных частей. С. С. Четвериков основное эволюционное значение «волн жизни» видел в том, что этот флуктуирующий (и в этом смысле случайный) фактор влияет на направление и интенсивность давления отбора; как мы увидим далее, еще больше его значение как фактора, влияющего на случайные колебания концентраций разных генотипов и мутаций в природных популяциях.

Особенно интересны волны жизни в маргинальных популяциях, на границах видовых ареалов; они, несомненно, являются, с одной стороны, «передовыми отрядами» во взаимоотношениях вида с новыми для него комплексами биогеоценозов и физико-географических условий, а с другой стороны, как было показано Н. И. Вавиловым на огромном материале ареалов культурных растений, они являются местами выделения популяций, в высокой степени гомозиготных по некоторым рецессивным признакам, встречающимся в основной части видовых ареалов лишь в гетерозиготном состоянии и в относительно невысоких концентрациях. Таким образом, популяционные волны на границах видовых ареа-

лов могут являться своеобразной «апробацией» новых генотипов. На рис. 34 в схематизированном виде приведены колебания с образованием и исчезновением популяционных «островков» на границе вида; в основу положены реальные данные.

Таким образом, популяционные волны, встречающиеся во всех популяциях любых живых организмов, имеют троякое значение.

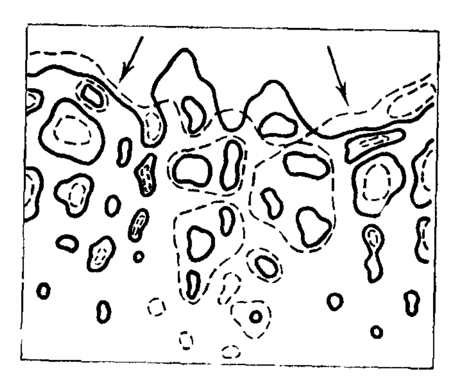


Рис. 34. Схема колебаний численности на границе ареала вида с образованием и исчезновением отдельных популяционных «островков»

Стрелки — направление миграций из основной части ареала вида, пунктир — кратковременные объединения групп (из Тимофеева-Ресовского, 1939)

Прежде всего волны жизни совершенно случайно, статистично и резко изменяют концентрацию всех редко встречающихся в популяциях мутаций и генотипов. Действительно, восстанавливающаяся после спада численности популяция включит в свой состав лишь те мутации и генотипы, которые в определенных количественных отношениях присутствуют в репродуктивной совокупности, из которой вновь нарастает численность популяции. При этом, естественно, ряд присутствовавших в малых концентрациях мутаций совершенно случайно (безотносительно к их селективной ценности) исчезнет из популяции, а другие, также находившиеся в предыдущем пике в очень малых концентрациях и случайно оставшиеся в значительно более высокой концентрации ко времени спада, резко повысят свою концентрацию. Популяционные волны, следовательно, совершенно случайно, но резко меняют набор мутаций и особенно их концентрацию в популяциях; часть мутаций случайно исчезает из популяции, а некоторые могут, также случайно, резко повышать концентрацию. Схематически это изображено на рис. 35. Случайное резкое повышение концентраций редких в популяции мутаций имеет очень существенное значение. Как мы увидим при рассмотрении естественного отбора, отбор (как положительный, так и отрицательный) очень медленно изменяет весьма низкие (или весьма высокие) концентрации мутаций и относительно быстро. Изменение происходит при исходном действии на средние концентрации (т. е. на концентрации между пятью и девяносто пятью процентами). В этом смысле *популяционные волны являются поставщиком эволюционного материала* под действие относительно интенсивного отбора.

abcdEf	abcdef	abcdef	aBcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef
abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	Abcdef	abcdef
abcdef	abCdef	abcdef	abcdef	abcdef	aBcdef	abcdef	abcdef
abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef
aBcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcDef
abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef
abcdef	abcdef	aBcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef
abcdef	abcdef	abcdEf	abcdef	abcdeF	abcdef	abcdef	abcdef
abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef
abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdEf	abcdef
abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef
abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	Abcdef
abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef
abcdef	abcdef	abcdef	aBcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef
aBcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdEf	abcdef	abcdef	abcdef

Рис. 35. Схема возникновения случайных изменений концентраций мутаций в популяции при действии популяционных волн

a, b, c, d, e, f — различные гены, в совокупности обозначающие индивидуум; *A, Б, C, D, E, F* — соответствующие мутации, встречающиеся в популяции в незначительной концентрации. Если в результате волн численности сохранятся только выделенные пунктиром группы особей (составляющие около 10% всей совокупности), концентрация мутаций в популяции резко изменится (из Бауэра, Тимофеева-Ресовского, 1943)

Во-вторых, популяционные волны характеризуются на восходящей части кривой численности во времени понижением, а на нисходящей части — повышением относительной смертности потомства из процессов повышения и понижения численности в чреде поколений. Это обстоятельство должно приводить к сопровождающему популяционные волны колебанию давлений естественного отбора (снижению на восходящей и повышению на нисходящей части кривой). Супругами Форд в этой связи очень четко было показано увеличение разнообразия и концентраций аберраций у бабочки *Melitea* на восходящих частях и их резкое исчезновение на нисходящих частях популяционных волн (Ford, Ford, 1930). В этом смысле популяционные волны опять-таки являются фактором, подставляющим редкие мутации под действие отбора.

И, наконец, в-третьих, популяционные волны в тех случаях, когда они сопровождаются флуктуациями, а иногда и резким расширением популяционных ареалов, выводят, хотя и временно, ряд мутаций и генотипов в другую констелляцию абиотической и биотической среды; это также является своего рода «апробацией» для ряда генотипов, способствуя «выходу» некоторых из них на эволюционную арену.

Популяционные волны, действуя совершенно иначе, чем мутационный процесс, являются, однако, вместе с ним *фактором — по-*

ставщиком эволюционного материала, выводящим ряд генотипов, совершенно случайно и ненаправленно, в качестве «кандидатов» на роль новых звеньев в протекающих эволюционных явлениях и процессах, обогащающих основной генофонд населения вида.

Давление этого фактора может быть весьма различно даже в разных популяциях одного и того же вида и, вероятно, превышает таковое спонтанного мутационного процесса.

4. Изоляция

Третьим элементарным эволюционным фактором является изоляция. Изоляция — возникновенне любых барьеров, нарушающих панмиксию. Еще Ч. Дарвин придавал изоляции большое значение в протекании эволюционного процесса, подробно изучив характерные особенности изолированных островных форм. Действительно, изоляцня, нарушая панмиксию (т. е. свободное скрещивание индивидов), закрепляет возникшее как случайно, так и под влиянием отбора различие в наборах и относительных численностях различных генотипов в разных изолирующихся частях популяции. Ч. Дарвином и эволюционистами-классиками явления, связанные с изоляцией, рассматривались в большом, макроэволюционном масштабе; нас же здесь изоляция интересует в первую очередь как элементарный эволюционный фактор, действующий вначале в пределах популяции, на микроэволюционном уровне. Для наглядности, однако, мы приведем примеры изоляции и в большом масштабе видовых ареалов. Естественно, что можно обнаружить практически бесчисленное множество различных случаев и форм изоляции. Тем не менее эти различные формы изоляции поддаются достаточно четкой классификации. Прежде всего изоляцию можно подразделить на два основных типа: *территориально-механическую* (пространственную, географическую), при которой популяция разделяется на две или несколько частей изолирующими барьерами, лежащими «вне ее» (не связанными с биологическими различиями между входящими в ее состав индивидами), и *биологическую*, при которой та или иная степень изоляции между различными индивидами или совокупностями индивидов в пределах популяции основывается на возникновении соответствующих биологических различий.

Территориально-механическая изоляция

Форм такой изоляции может быть бесчисленное множество: водные барьеры для сухопутных видов, барьеры суши для гидробионтов, возвышенности, изолирующие в той или иной степени равнинные популяции, а равнины — горные популяции и т. д. Наконец, пространственный разрыв внутри или между популяциями может явиться следствием миграций данного вида или

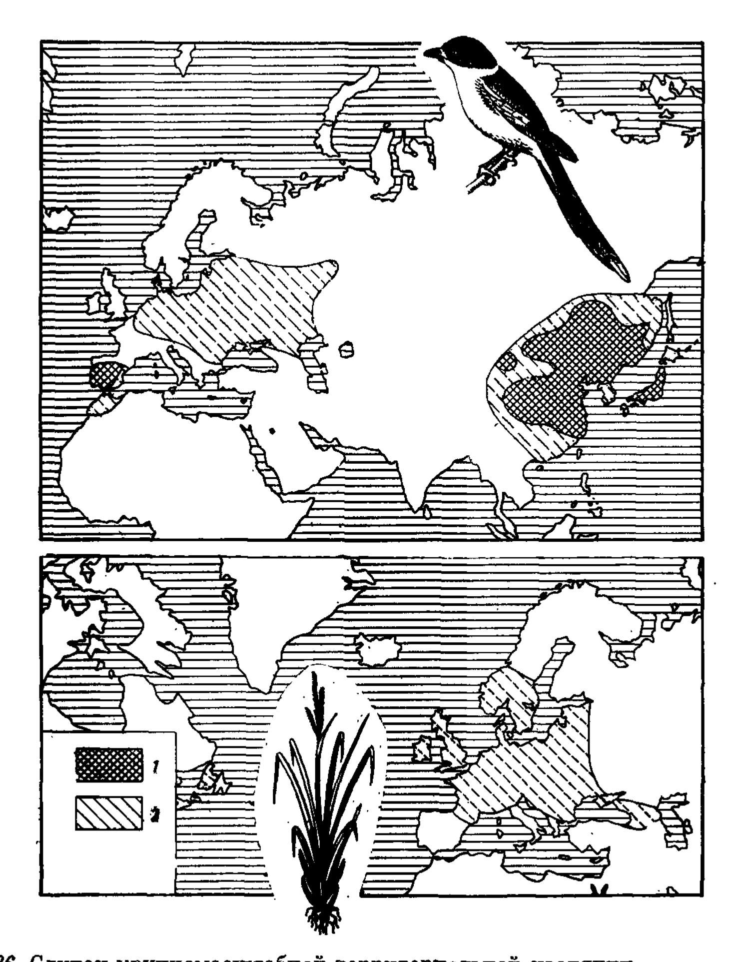


***Рис. 36.* Случаи крупномасштабной территориальной изоляции**

Дизъюнктные ареалы: *1* — голубая сорока (*Cyanopica cyana*); *2* — обыкновенный вьюн (*Misgurnus fossilis*); *3* — осока (*Carex hostiana*) (по данным разных авторов из Тимофеева-Ресовского и др., 1973)

других видов (всякая дизъюнкция ареала, вызванная переселениями или другими условиями истории вида).

Конечно, всякая пространственная, территориально-механическая изоляция, причины которой лежат «вне популяции» как совокупности организмов определенного вида, в конечном счете связана, как и всякое проявление жизнедеятельности, с основными биологическими свойствами данных организмов.

Приведем примеры изоляции, начиная с крупномасштабных случаев территориальной изоляции.

На рис. 36(1) приведен классический пример разорванного ареала голубой сороки в Палеарктике, а на рис. 36(2) — сход-

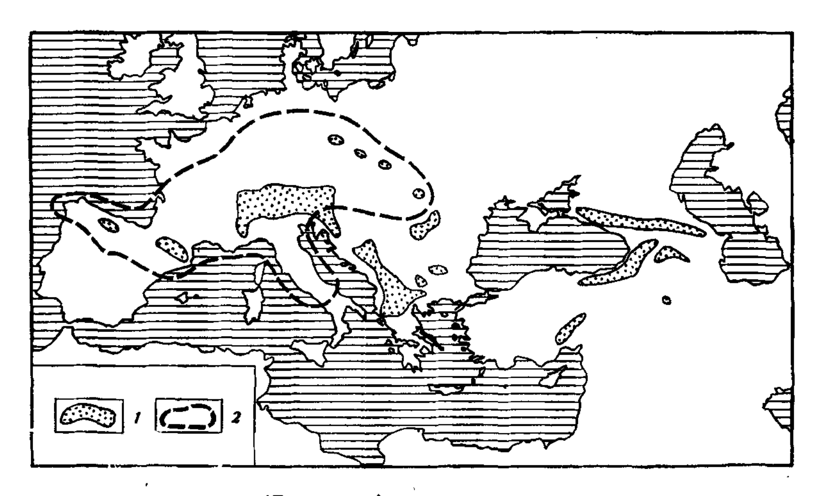


Рис. 37. Ареал рода серн (*Rupicapra*)

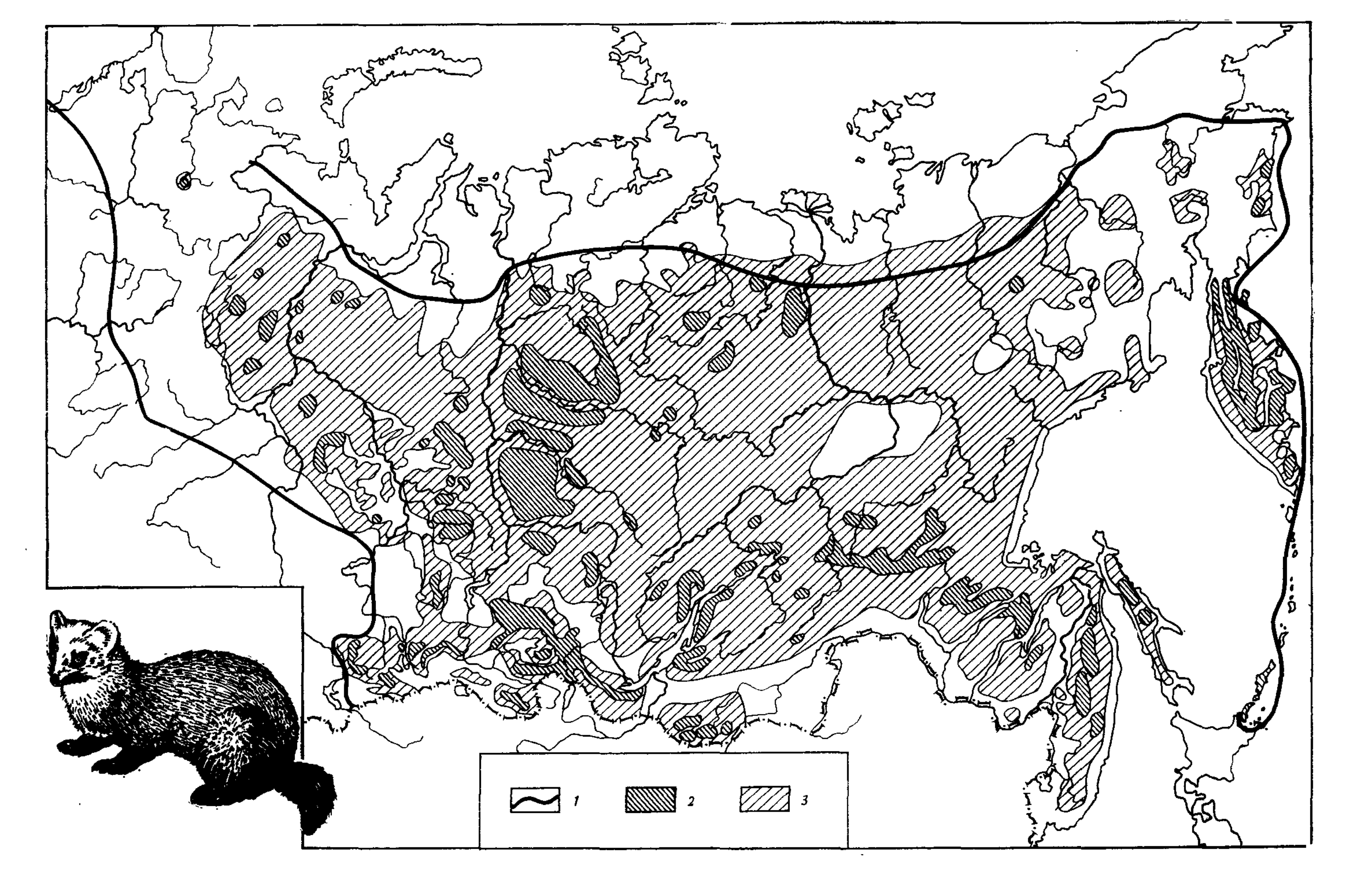
1 — современные или близкие к современным области распространения серн в Европе и Малой Азии; 2 — распространение серн в Европе в доисторическое время (из Гептнера и др., 1961)

ный случай разрыва ареала вьюна. Совершенно ясно, что в этих (и многих сходных) случаях изоляция соответствующих двух частей видового ареала является абсолютной и в пределах предвидимых возможностей окончательной (без активного вмешательства человека миграция между столь разобщенными частями видового ареала невозможна). На рис. 37 приведено географически несколько меньшего масштаба, но также практически абсолютное разобщение частей ареала европейской серны, обитающей в семи далеко отстоящих друг от друга высокогорных массивах юго-западной Палеарктики.

На рис. 38—41 приведены типичные случаи «сетчатого», связанного с речными поймами ареала пластинчатозубых крыс, болотного молочая, «пятнистый» ареал снежной полевки и соболя.

Территориально-механическая изоляция возможна в любых пространственных масштабах, в том числе и заметно меньших, чем те, которые были только что приведены. Эти масштабы весьма различны в зависимости от миграционных способностей отдельных видов. На рис. 1 была приведена схема пространственной структуры популяций сибирского козла и узкочерепной по-

Рис. 38. Мозаичный ареал соболя (*Martes zibellina*), сформировавшийся к 30-м годам XX в. из сплошного ареала в результате истребления вида (2), границы прежнего естественного ареала (1) и границы современного ареала (3) (по Тимофееву, Насимовичу, 1974)


1
2
3

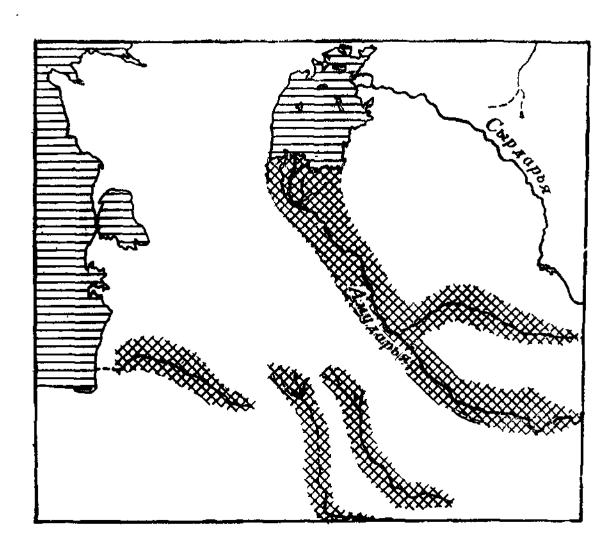


Рис. 39. Связанный с речными поймами сетчатый ареал пластинчатозубой крысы (*Nesokia indica*) в Средней Азии (по Гептнеру, 1936)

левки; при внешнем сходстве этих схем надо учесть, что их масштабы соотносятся как 1 : 4000. В качестве другого примера на рис. 42 приведено расселение трех видов дрозофилы на участке площадью около 10—15 га.

Совершенно ясно, что степень территориально-механической изоляции определяется не только пространственным расположением соответствующих межпопуляционных барьеров; большое значение имеет репродукционная активность и подвижность индивидов соответствующего вида.

Границы ареалов индивидуальной активности наглядно можно выражать в виде «радиусов индивидуальной активности» особей, составляющих ту или иную популяцию. Если, как показано на правой схеме рис. 43, радиус индивидуальной активности невелик по сравнению с размерами популяции и расстояниями между соседними популяциями, то степень или давление изоляции будут относительно велики; если же (левая схема рис. 43) индивидуальная активность значительна и покрываемая ею территория включает целую группу пространственно разобщенных популяций, то среднее давление межпопуляционной изоляции будет относительно низким. На рис. 44 показаны границы встречи на гнездовье меченых особей чирка (*Anas crecca*) из большого числа окольцованных в гнездах птенцов из популяций Средней Англии, на рис. 46 — то же для песцов Арктики. Огромные радиусы индивидуальной активности практически нивелируют естественную территориальную разорванность их популяции. На рис. 45 приведены границы индивидуальной активности особей четырех видов, определенные по наблюдению за мечеными животными; индивидуальные ареалы

Рис. 40. Сетчатый ареал болотного молочая (*Euphorbia palustris*) в Средней Европе (из Воронова, 1963)

1 — отдельные встречи; 2 — сплошное распространение по долинам рек

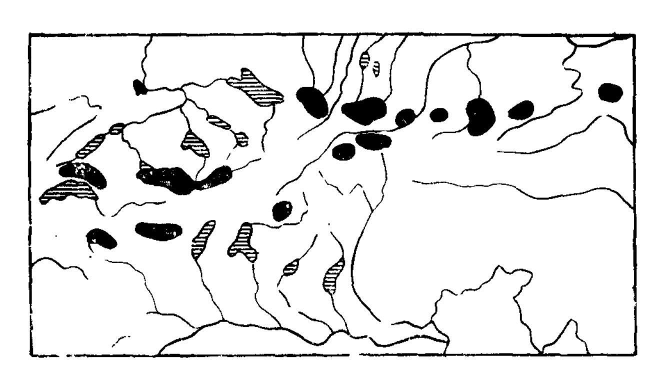


Рис. 41. Пятнистый ареал снежной полевки (*Chionomys nivalis*) в Альпах (по Мор, 1930 из Тимофеева-Ресовского, 1939)

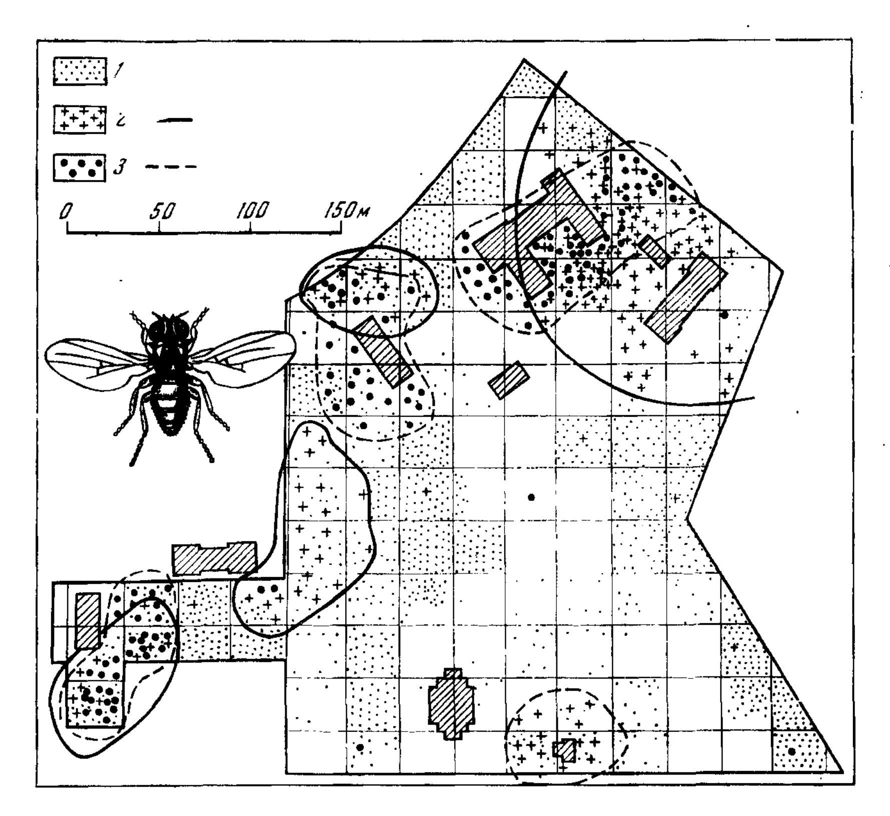


Рис. 42. Расселение трех видов дрозофил на участке паркового леса (штриховкой — силуэты зданий)

1 — Drosophila obscura; 2 — Drosophila funebris; 3 — Drosophila melanogaster (из Тимофеева-Ресовского, 1939)

мух по порядку величин сходны с ареалами отдельных популяций в целом. Наконец, на рис. 46 приведены радиусы индивидуальной активности песцов, а в табл. 4 приведены сводные данные по радиусам индивидуальной активности некоторых видов.

У растений радиус индивидуальной активности определяется, с одной стороны, расстояниями, на которые разносится пыльца, а с другой — расстояниями, на которые могут отстоять от родительских особей вегетативные потомки (черенки, почки, побеги, стебли, формы «перекати-поле», клубки и т. п.), или на которые могут рассеиваться семена (ветром, водой, при переносе животными и т. п.). Точных и подробных данных подобного рода чрезвычайно мало. Известно, например, что пыльца дуба скального в пределах сплошного леса распространяется не далее нескольких сот метров (Семиряков, Глотов, 1971).

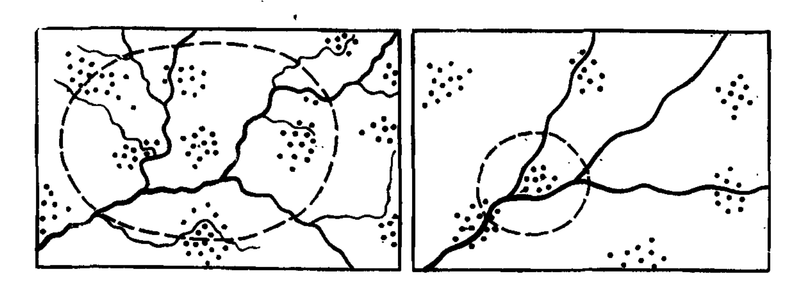


Рис. 43. Схема, показывающая зависимость межпопуляционной изоляции от величины радиусов индивидуальной активности

Группы точек — отдельные популяции, пунктир — радиусы индивидуальной активности. Давление межпопуляционной изоляции низкое на левой половине схемы и высокое — на правой половине схемы (по Тимофееву-Ресовскому, 1939)

Рис. 44. Территория, на которой на следующие годы были встречены гнездящимися чирки-свистунки (*Anas crecca*), помеченные в выводках в Англии (по Тимофееву-Ресовскому, 1939)

Пример огромного радиуса индивидуальной активности, практически нивелирующего различия между популяциями и определяющего специфическую «беспопуляционную» структуру вида

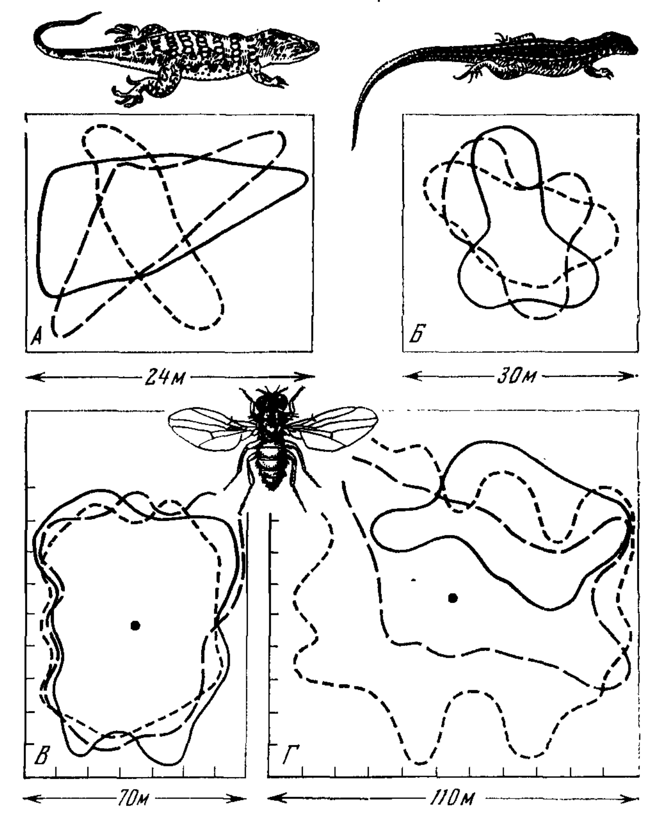


Рис. 45. Радиусы индивидуальной активности особей двух видов дрозофил и двух видов ящериц, определенные по наблюдению за мечеными животными

А — разноцветная ящурка (*Eremias arguta*); Б — прыткая ящерица (*Lacerta agilis*); В — *Drosophila funebris*; Г — *Drosophila melanogaster* (А, Б — по Тертышникову, 1971; В, Г — по Н. В. и Е. А. Тимофеевым-Ресовским, 1940). Для ящериц границы определены длительным стационарным наблюдением за отдельными особями, для дрозофил — шестикратным выпуском на территорию, изображенную на рис. 42 меченых мух

Итак, территориально-механическая изоляция может быть самых различных масштабов и должна рассматриваться (в отношении ее возможного давления) во взаимосвязи размеров ареалов соответствующих популяций и радиусов индивидуальной активности.

Биологическая изоляция

Биологическую изоляцию можно достаточно ясно и точно подразделить на три основные формы: *эколого-этологическую, морфофизиологическую* и *собственно генетическую*. Все эти формы

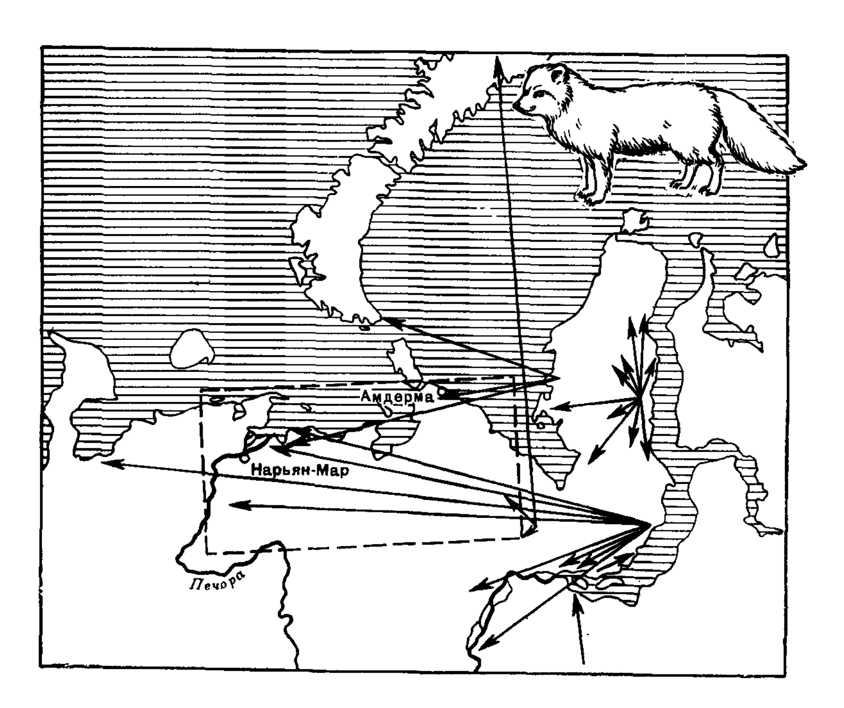


Рис. 46. Радиусы индивидуальной активности (стрелки) песцов (*Alopex lagopus*), определенные по результатам мечения, и основные участки норения (популяции?) песцов по побережью Карского моря (по Сдобникову, 1940). Ситуация, соответствующая низкому давлению межпопуляционной изоляции (см. рис. 43, левая половина схемы)

изоляции связаны с особенностями, как правило, наследственными, самих организмов, образующих рассматриваемую популяцию; в этом смысле все они являются «генетическими», подразделяясь, однако, по чисто биологическим механизмам их действия и некоторым следствиям.

К эколого-этологическим формам изоляции можно отнести все те случаи, в которых свободное скрещивание между индивидами нарушается в результате снижения вероятности встреч партнеров из разных групп (по сравнению со встречами внутри группы) в период размножения из-за различий в поведении и образе жизни. Сюда относятся случаи возникновения различий в выборе репродуктивных ареалов, в экологии репродуктивного периода, возникновения различий в преимущественном использовании тех или иных кормов или трофических цепей, влекущие за собой снижение вероятности встреч во время репродуктивного сезона и т. д.

Разные формы эколого-этологической изоляции сводятся к тому, что первично возникают мутации, создающие генотипы, отлича-

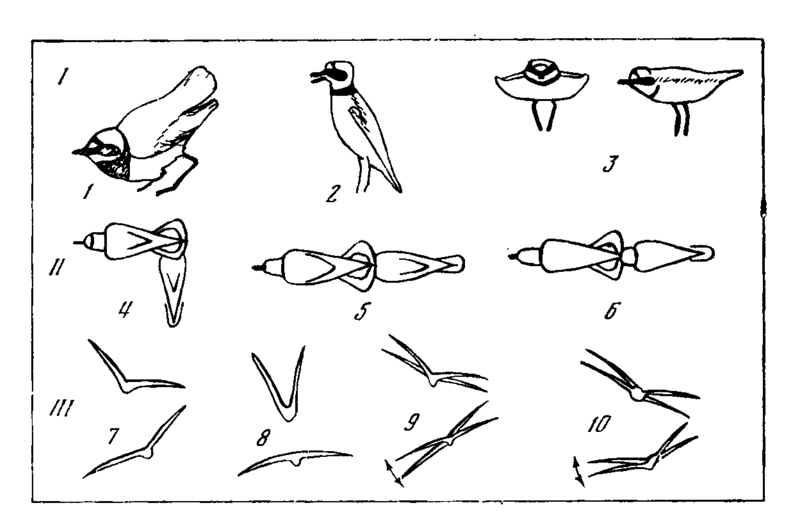


Рис. 47. Сравнение демонстративных поз, принимаемых тремя видами зуйков — галстучником (*Charadrius hiaticula*), малым (*Ch. dubius*) и уссурийским (*Ch. placidus*)

I — поза «импонирования»; *II* — символическая замена на гнезде; *III* — демонстративный полет самца (*1*, *4*, *7* — галстучник), *2*, *5*, *8*, *9* — уссурийский зуек, *3*, *6*, *10* — малый зуек (из Панова, 1963)

ющиеся от остальных особей данной популяции какими-либо эколого-этологическими признаками или свойствами.

Примеров такого рода можно подобрать довольно много. У птиц возникают формы, отличающиеся либо сдвигом времени спаривания и гнездования, либо инстинктами гнездостроения, вызывающими локализацию гнезда в разных частях гнездовой стации, характерной для вида (например, выше или ниже в кроне дерева, в разных частях кустарникового яруса, в разных микрочастях луговой или пойменной стации и т. д.) либо демонстративными позами (рис. 47). Некоторые экологические различия были установлены еще в 30-х годах Л. Р. Дайсом (Dice, 1940) в пределах подвидов хомячков *Peromyscus*, занимающих одни и те же территории, Л. С. Бергом (1934) были описаны «яровые» и «озимые» расы у миног и лососевых, отличающиеся временем нереста, с чем, естественно, связана высокая степень изоляции между особями этих разных сезонных рас. Изолированность нерестилищ при значительных кормовых ресурсах в оз. Севан привела к дифференцировке местной форели *Salmo ischchan* на шесть форм (популяций), отличающихся размерами, темпами роста, сроками и местами нереста (Каврайский, 1896; Берг, 1923 и др.). Известны (Heincke, 1898) нерестующие в разное время на одних и тех же банках стада или расы атлантической сельди *Clupea harengus*; установлена связь с определенными нерестилищами дальневосточных лососей (инстинкт возвращения на определенное нерестили-

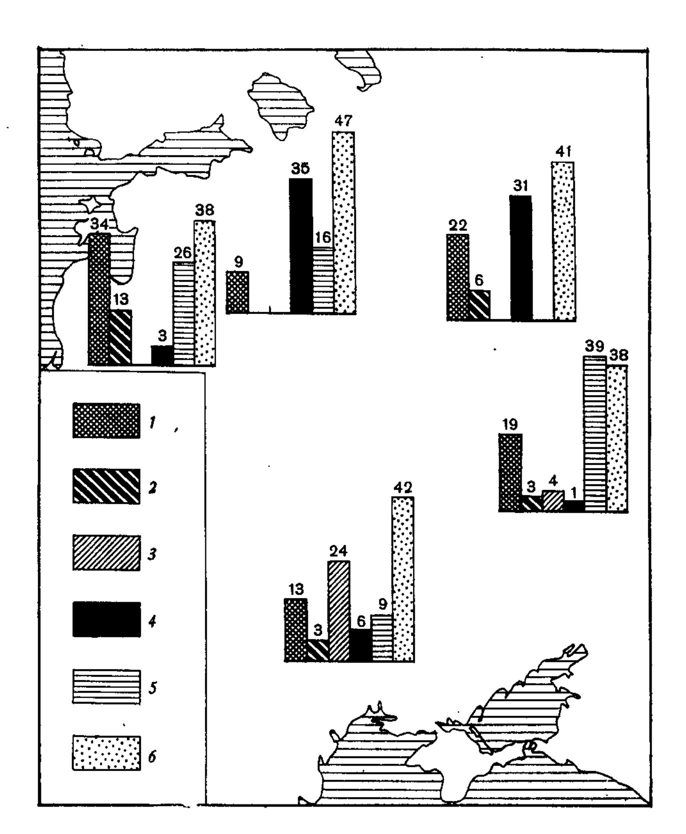


Рис. 48. Частота встреч (в %) яиц кукушки (*Cuculus canorus*) в гнездах основных «видов-воспитателей», отражающая различия в концентрации отдельных «биологических рас» в разных районах Восточной Европы

«Виды-воспитатели»: *1* — *Motacilla alba*, *2* — *Muscicapa striata*, *3* — *Acrocephalus arundinaceus*, *4* — *Erithacus rubecula*, *5* — *Phoenicurus phoenicurus*, *6* — прочие (оригинал составлен по данным Мальчевского, 1958)

ще); для целого ряда насекомых, особенно среди эктопаразитов и кровососущих форм, известна преимущественная связь популяции, часто связанная с соответствующей, иногда значительной, степенью репродуктивной изоляции. Репродуктивная изоляция популяций обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*) поддерживается за счет этологической изоляции по видам-воспитателям и за счет уничтожения некоторыми видами воробьиных птиц недостаточно замаскированных яиц кукушек. В одних и тех же районах существует несколько «биологических рас» кукушек (рис. 48), различающихся по предпочтению к определенным видам воробьиных птиц и по генетически закрепленной окраске откладываемых яиц (Мальчевский, 1958).

Среди растений многочисленны случаи генетически обусловленного сдвига в периоде цветения, а следовательно, и опыле-

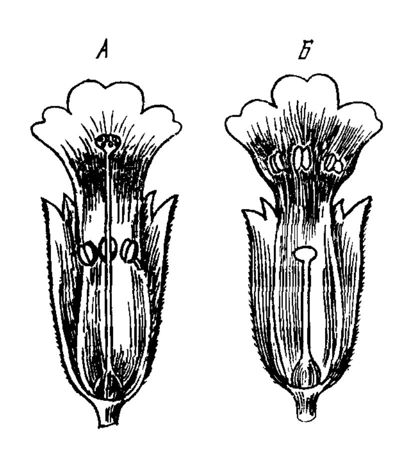


Рис. 49. Гетеростилия у примулы (*Plimula vulgaris*)

У цветков типа А пыльники расположены в середине трубки венчика, значительно ниже рыльца столбика; у цветков типа Б положение обратное. Когда пчела погружает хоботок в трубку венчика короткостолбчатых цветов, чтобы достать нектар, пыльца попадает на нее как раз на том уровне, где находится рыльце длинностолбчатого цветка (и наоборот). В разных популяциях соотношение этих форм несколько различно, в среднем составляя 7 : 3. Модельный пример возникновения морфологической изоляции (по Даддингтону, 1969)

ния, что также ведет к частичной репродуктивной изоляции, а в конечном счете — к так называемому фенологическому полиморфизму (Wettstein, 1935; Цингер, 1909, 1928; и др.).

В заключение рассмотрения этолого-экологической формы биологической изоляции подчеркнем, что в этом случае снижается лишь вероятность встречи половых продуктов во время репродуктивного периода, в случае же такой встречи скрещивание происходит вполне нормально.

При *морфофизиологических* формах изоляции изменяется не вероятность встречи полов (или половых продуктов), а вероятность оплодотворения. Это может быть связано с возникновением различий в половом аффинитете, возникновением морфологических различий в копулятивных органах (включая явления частичной гетеростилии у растений, рис. 49) и др.

У дрозофил на очень большом материале изучена вероятность оплодотворения между представителями разных видов, разных подвидов и географически удаленных популяций и, наконец, между особями с различными генотипами внутри одной популяции.

На рис. 50 показана кинетика оплодотворения внутри видов *D. pseudoobscura* и *D. miranda*, а также в реципрокных скрещиваниях этих видов, дающих бесплодные гибриды. На рис. 8, *А* и *Б* были показаны результаты изучения вероятности оплодотворения при спаривании самцов и самок *D. miranda* и *D. funebris* из своих или географически удаленных популяций. Наконец, выше были приведены результаты аналогичных опытов с отдельными мутациями и комбинации двух мутаций у *D. melanogaster* и *D. funebris*. Из этих данных видно, что во всех случаях спаривание могло происходить с разной частотой и в течение различного времени.

Однако, когда спаривание все же осуществлялось, возникало, как правило, вполне жизнеспособное потомство. У растений в

группу физиологической изоляции входят, может быть, некоторые случаи возникающих в результате мутаций различий в скорости прорастания пыльцы, а также некоторых форм взаимоотношений растений с насекомыми-опылителями. Большинство случаев эволюционного взаимоотношения между растениями и их опылителями относится уже, несомненно, к морфологическим формам изоляции, связанной со структурой генеративных органов растений (опыление ветром, насекомыми или другими животными, некоторые формы гетеростилии и т. д.).

У животных морфологическая изоляция связана в основном со строением мужских копулятивных органов. Морфологические различия в их строении наблюдаются у целого ряда насекомых (являясь часто основой для построения системы соответствующей группы подвидов или видов).

В заключение краткого рассмотрения морфофизиологической изоляции еще раз подчеркнем, что при этой форме биологической изоляции наблюдается снижение вероятности оплодотворения (а не вероятности встречи полов) при совершенно нормальных результатах скрещивания (в тех случаях, когда оно все же осуществляется).

Наконец, самой важной формой биологической изоляции является *собственно генетическая* изоляция. К ней относятся все те случаи, когда результаты эффективного скрещивания оказываются в той или иной степени ненормальными (в результате снижения жизнеспособности, плодовитости, полной стерильности гибридов или их отмирания на ранних стадиях развития).

Наиболее «очевидными» примерами собственно-генетической изоляции являются различные случаи возникновения отличий в хромосомных наборах. У растений относительно часто возникают тетраплоидные формы; в случае закрепления в популяции тетраплоидная форма оказывается изолированной от исходной диплоидной ввиду почти полной стерильности триплоидных гибридов между ними. У животных образование полиплоидных рядов является большой редкостью, встречаясь лишь в группах с периодическим превалированием партеногенеза (Vandell, 1934; Астауров, 1974). Как у растений, так и у животных к различным степеням интерстерильности между исходной и вновь возникшей формами могут вести отдельные хромосомные мутации и их комбинации; изящными случаями экспериментального получения такой интерстерильности является создание Б. М. Кожевниковым и Н. П. Дубининым трех- и пятихромосомных линий *D. melanogaster* (имеющей в норме четыре пары хромосом), оказавшихся, естественно, интерстерильными при скрещиваниях с исходной формой (рис. 51). На рис. 52 приведены наборы хромосом у различных нескрещивающихся между собой близких видов дрозофил; эти различия возникли в основном путем образования при помощи возникавших реципрокных транслокаций двуплечих хромосом из палочковидных, иногда же может быть и наоборот, т. е.

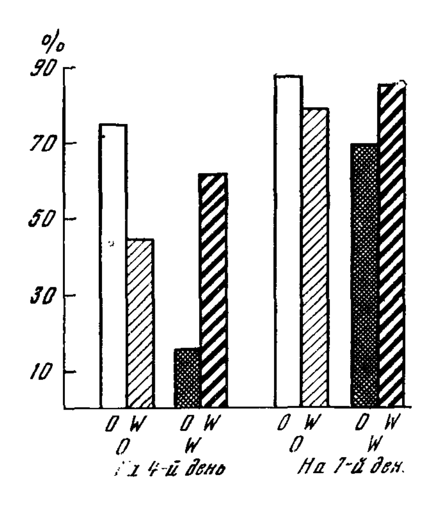
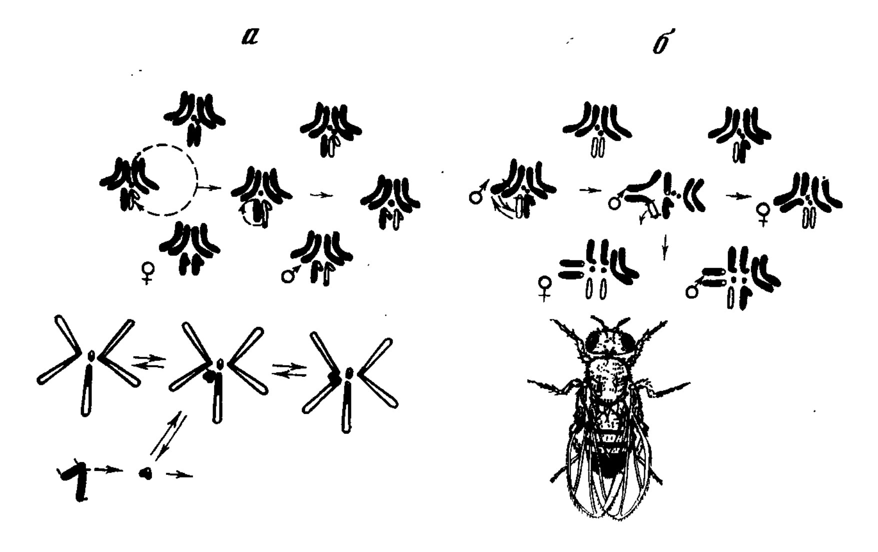


Рис. 50. Результаты опытов по оплодотворению дрозофил (*Drosophila pseudoobscura*) из своих и географически удалённых популяций

По оси ординат — % спаривавшихся самок (по Добржанскому, Коллеру, 1938)

Рис. 51. Путь получения трех- (*а*) и пятихромосомных (*б*) форм дрозофил (*Drosophila melanogaster*), интерстерильных при скрещивании с исходной четырехххромосомной формой (из Дубинина, 1936)



тем путем, которым из четыреххромосомной экспериментально была получена пятихромосомная форма *D. melanogaster* (Гинтер, Мглинец, in litt.). Сходные случаи обнаружены при изучении сравнительной кариологии грызунов (Воронцов, 1966, 1969). Оказалось, что давление генетической изоляции особенно сильно сказывается на малоподвижных видах. В последнее десятилетие множество видов-двойников, отличных по хромосомным наборам, было обнаружено у разных групп грызунов с роющим образом жизни — у южноамериканских туко-туко *Ctenomys* (Reig, Kiblisky, 1969), у североамериканских гоферов родов *Geomys* и *Thomomys* (Patton, Dingman, 1970; Berry, Baker, 1971; Thaeler, 1972; Pat-

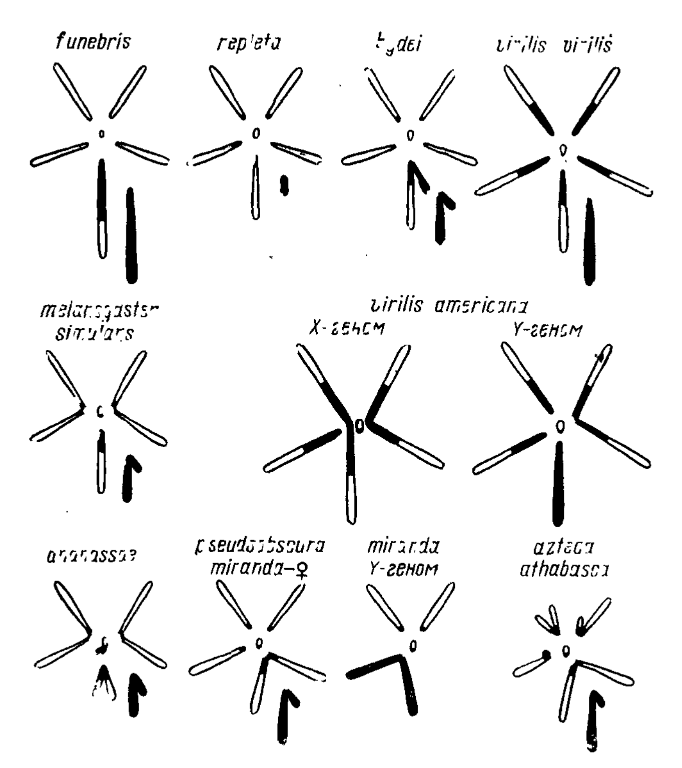


Рис. 52. Наборы хромосом у близких нескрещивающихся между собой видов дрозофил (из Бауэра, Тимофеева-Ресовского, 1943)

ton, 1972; Davis et al., 1971), у обыкновенных слепушонок *Ellobius talpinus* (Ляпунова, 1974), у слепышей *Mesospalax ehrenbergi* (Wahrman et al., 1969; Nevo et al., 1975) и *M. leucodon* (Soldatovič et al., 1967; Soldatovič, Savič, 1974; Lyapunova et al. 1974). Было показано, что приложение широкой концепции вида (см. ниже), по крайней мере для видов с невысокой подвижностью, неоправданно. На рис. 53 показаны ареалы слепышей, среди которых оказалось несколько не только аллопатрических, но и семисимпатрических видов-двойников.

Во многих случаях наблюдается полная собственно-генетическая изоляция между весьма близкими формами, хотя в то же время не удается найти какие-либо установленные кариотипические различия между ними; в качестве примера можно привести два очень близких вида божьих коровок — *Epilachna chrysomelina* и *E. capensis*, имеющих микроскопически неотличимые наборы хромосом, но гибриды между которыми отмирают на ранних эмбриональных стадиях (Strasburger, 1936; Тимофеев-Ресовский, Тимофеева-Ресовская, Циммерман, 1965).

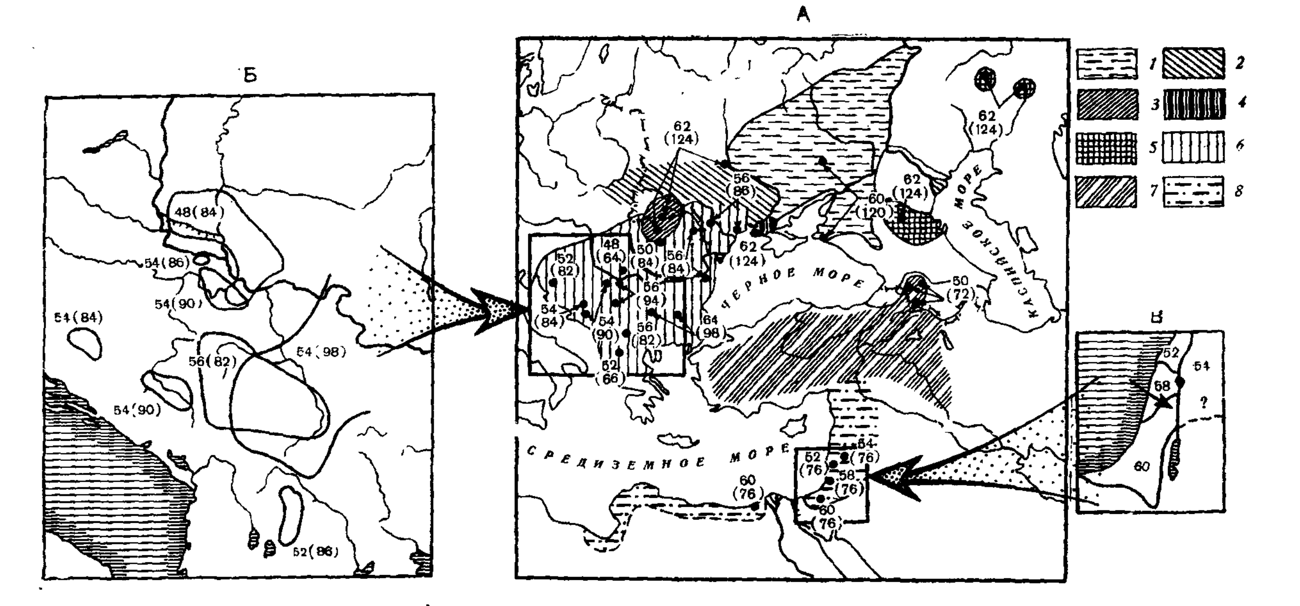


Рис. 53. Географическое распространение слепышей (*Spalax — Mesospalax*)

Ранее признавалось существование лишь 4 видов; в настоящее время число «хороших» видов увеличилось до 8, причем два из них являются «надвидами», состоящими из разнохромосомных видов-двойников. Цифры — диплоидные числа хромосом (в скобках — число плеч). *А* — общая схема распространения всех видов (по Ляпуновой и др., 1974; с исправлениями); *Б* — аллопатрическое и семисимпатрическое распространение видов-двойников горных слепышей надвида *M. leucodon* (по Солдатовичу, Савичу, 1974); *В* — аллопатрическое распространение видов-двойников средиземноморских слепышей надвида *M. ehrenbergi*. Стрелкой на рис. В показана узкая гибридная зона, где встречаются слепыши с 59 хромосомами (по Варману и др., 1969); *1* — *Spalax microphtalmus*; *2* — *S. polonicus*; *3* — *S. graecus*; *4* — *S. arenarius*; *5* — *S. giganteus*; *6* — *Mesospalax leucodon*; *7* — *M. nehringi*; *8* — *M. ehrenbergi*

По-видимому, в природе обычны случаи, в которых первично возникают другие формы изоляции, способствующие постепенному накоплению большого числа таких генотипических отличий, которые приводят к «несовместимости» соответствующих генотипов.

Эволюционное значение разных форм изоляции

По механизму действия все формы изоляции принципиально сходны: они вызывают и закрепляют групповые различия вследствие нарушения панмиксии (всегда ведущей к нивелировке различий путем скрещиваний) и длительности своего действия (в отличие от «волн жизни»).

Опыт показывает, что начиная с известной степени филогенетического расхождения форм (более высоких, чем вид, систематических категорий), наблюдается полная биологическая изоляция между ними, которую обычно нельзя уже «прорвать» никакими методами искусственного осеменения в лабораторных условиях; следовательно, конечной формой изоляции между таксонами является собственно генетическая изоляция, с появлением которой скрещивание уже не дает жизнеспособных гибридов. В природных условиях часто полная биологическая изоляция достигается при помощи тех или иных форм экологической или морфофизиологической изоляции; в этих случаях также возможно сосуществование (симпатия) на одной и той же территории (или акватории) соответственно изолированных форм. Изоляция создает своего рода «эволюционную независимость» этих форм, ведет к возникновению межвидовой конкуренции, возможности создания этими формами новых экологических ниш, более полному использованию среды. Практически столь же полная изоляция, но без возможностей, следующих из совместного обитания, достигается резкими дизъюнкциями видовых ареалов, примеры которых мы приводили (см. рис. 36).

Наблюдения в природе и эксперименты ясно показывают, что первично могут возникать любые изоляции, причины которых могут лежать как вне соответствующих организмов (территориально-механическая изоляция), так и в самих живых организмах (возникновение новых генотипов, ведущих к той или иной из форм биологической изоляции). Важно подчеркнуть, что первичное возникновение любой формы изоляции (и любой ее степени) вследствие нарушения панмиксии автоматически ведет к развитию более высокой степени изоляции (если, конечно, не возникнут условия, такие как, например, изменение физико-географической среды или интенсивная миграция соответствующих организмов, вторично нарушающие достигнутую степень изоляции внутри популяции или между группами популяций).

Изоляция, конечно, не создает новых генотипов, как это делает мутационный процесс. Для создания ею новых форм (путем

подразделения популяций или групп популяций) необходимо наличие генетической гетерогенности; иными словами, изоляция, осуществляя начальные стадии и усиливая филогенетическую дивергенцию, всегда взаимодействует с первыми двумя рассмотренными нами элементарными эволюционными факторами — поставщиками элементарного эволюционного материала: мутационным процессом и популяционными волнами. Изоляцию нельзя считать, несмотря на длительность ее действия, направляющим фактором эволюции, хотя и в этом отношении она может явиться фактором *способствующим и усиливающим*. Начальные стадии всякой генотипической дифференцировки внутри популяции закрепляются и усиливаются изоляцией.

Другое важное эволюционное значение изоляции состоит в том, что достаточно сильная степень как территориально-механической, так и биологической изоляции в пределах той же территории ставит изолируемые группы особей под различные векторы отбора. Изоляция, и в этом ее существенное отличие от флуктуирующих волн жизни (также изменяющих, но лишь на короткое время, размеры популяций и тем самым влияющих на вектор отбора),— длительно действующий фактор. Поэтому можно в известном смысле говорить о ее векторизованности в пространстве и во времени. Вместе с тем действие ее давления на эволюционный материал столь же статистично и ненаправленно, как и действие давлений факторов — поставщиков эволюционного материала.

К сожалению, как и во многих других случаях, связанных с изучением микроэволюционных процессов, мы располагаем весьма незначительным числом достаточно хорошо изученных явлений изоляции в природных условиях у различных видов и групп живых организмов. Несомненно, следует всячески стимулировать расширение и развитие популяционных исследований различного рода; особенно важными нам представляются исследования популяционной динамики, популяционной генетики, популяционной морфологии и динамических взаимоотношений между пространственно смежными популяциями. Все это позволит детальнее, тоньше и точнее изучить разные формы межпопуляционной изоляции и, что особенно интересно, начальных этапов возникновения изоляции внутри популяции.

Таким образом, рассмотренный нами третий элементарный эволюционный фактор — *изоляция — является основным фактором, вызывающим расчленение исходной элементарной эволюционной структуры* на две или более, отличающиеся одна от другой. Описанные выше различные формы изоляции вполне удовлетворяют поставленному в начале настоящей главы требованию отыскания специального фактора, создающего барьеры как внутри популяции, так и между различными группами популяций, могущего приводить к начальным стадиям филогенетического расчленения.

Давление изоляции может быть любым, от очень малого до стопроцентного; давление изоляции в большинстве случаев, так же как и давление большинства популяционных волн, по-видимому, обычно превышает давление мутационного процесса. Необходимо при этом помнить, что в то время как давление мутационного процесса у каждого данного вида на очень долгие сроки является величиной практически константной, давления популяционных волн и изоляции в зависимости от констелляции места и времени могут сильно варьировать, достигая больших величин. При этом длительность давления изоляции обычно значительно больше, чем длительность давления популяционных волн.

5. Естественный отбор

Последним, четвертым, и наиболее интересным элементарным эволюционным фактором является естественный отбор.

Отбор можно определить как процесс, направленный к повышению вероятности оставления после себя потомства одними организмами по сравнению с другими. Однако это определение в строгой форме пригодно лишь для вегетативно размножающихся организмов. При половом размножении генотип (а следовательно, и все свойства) индивида следующего поколения будет зависеть от новой комбинации аллелей при образовании зигот нового поколения. Поэтому в общей форме основой отбора можно считать процесс, определяющий вероятность достижения определенными индивидами репродукционного возраста. При этом в основе отбора лежит суммарная относительная жизнеспособность индивидов определенного генотипа на всех эмбриональных и постэмбриональных стадиях, определяющая достижение репродукционного возраста и возможности оставления потомства; для новых генетических комбинаций, определяющих генотипы, возникшие в результате оплодотворения, в следующем поколении будут иметь место те же соображения.

Отбор прежде всего действует в пределах каждой популяции, отбирая (или отметая) те или иные входящие в ее состав генотипы. Объектами отбора являются в данном случае определенные индивиды или группы индивидов — носители определенных признаков или свойств. Такой внутрипопуляционный отбор протекает или, во всяком случае, начинается в пределах панмиктической совокупности генетически гетерогенных особей и в чистом виде может теоретически рассматриваться вне зависимости от остальных эволюционных факторов; как, однако, видно в следующей главе, при обсуждении возникновения элементарных эволюционных явлений и дифференцировки популяций в природе реально мы всегда имеем дело с взаимодействием всех элементарных эволюционных факторов. В то же время можно говорить и о конкурентных отношениях (в основе которых всегда лежит такая же

дифференциальная размножаемость индивидов) между различными популяциями или группами популяций, принадлежащих к одному и тому же виду, т. е. способных к скрещиванию входящих в них индивидов, а следовательно, и к обмену аллелями и образованию новых генетических комбинаций. Наконец, можно говорить и о межвидовом отборе (основанном опять-таки на дифференциальной размножаемости индивидов), связанном со сложными трофическими и конкурентными взаимоотношениями между видами в пределах биогеоценоза; однако и межвидовой отбор неизбежно связан с внутривидовым и внутрипопуляционным отбором генотипов, направление которого в данном случае определяется не только конкуренцией с особями собственного, но и другого (или других) вида. В настоящей главе нас прежде всего интересует внутрипопуляционный и отчасти межпопуляционный отбор как элементарный эволюционный фактор.

Формы отбора

В эволюционной литературе существует целый ряд различных систем классификации форм отбора. Действительно, подходя к вопросу с различных точек зрения, можно построить различные классификации форм отбора, исходящие из различных принципов классифицирования и с различной степенью детальности отражающие уже изученные природные ситуации. Мы здесь дадим лишь очень общую классификацию форм отбора, основанную, с одной стороны, на отбираемых компонентах плейотропного генетического комплекса, а с другой — на влиянии отбора на структуру популяции.

В главе, посвященной элементарному эволюционному материалу (гл. IV), уже говорилось о том, что различные мутации и их комбинации в гетерозиготном и гомозиготном состоянии могут в определенных условиях среды отличаться по своей относительной жизнеспособности, а в связи с этим — по вероятности оставить после себя потомство. Такие различия в относительной жизнеспособности разных мутаций можно установить в лабораторных культурах, т. е. в условиях очень упрощенных взаимоотношений изучаемых генотипов со средой; в этих условиях морфофизиологическая природа внешнего, вызываемого мутацией признака может не иметь значения. Например, мутация eversae у *D. funebris* обладает в лабораторных культурах повышенной относительной жизнеспособностью по сравнению с исходной нормальной формой, несмотря на то что морфологическим ее признаком являются ненормальные форма и положение крыльев, препятствующие полету; в природных условиях эта мутация обладает резко сниженным радиусом активности и выжить не может (Свирежев, Тимофеев-Ресовский, 1967б). В то же время в природных условиях может положительно отбираться мутация, характе-

ризующаяся «защитной окраской», даже если она и обладает пониженной относительной жизнеспособностью в оптимальных лабораторных условиях. Следовательно, отбор может идти как по общей суммарной относительной жизнеспособности (приводящей в определенных условиях к повышению вероятности оставления потомства), так и по внешнему признаку, определяющему успех в борьбе за существование.

Здесь надо подчеркнуть неизбежность явления, о котором вкратце упоминалось уже в гл. IV при обсуждении относительной жизнеспособности мутаций. В ней говорилось о том, что относительная жизнеспособность вновь возникшей мутации может зависеть как от внешней (абиотической и биотической) среды, так и от того генотипа (комбинации других генов), в который мутация попадет путем скрещивания. Иначе говоря, на относительную жизнеспособность определенной отдельной мутации может в том или ином направлении действовать ряд генов-модификаторов. Из этого следует чрезвычайно существенное положение: каждая по тем или иным причинам положительно отбираемая мутация неизбежно повлечет за собой положительный же отбор генов-модификаторов, повышающих ее относительную жизнеспособность. Таким образом, в природных условиях на протяжении достаточных отрезков времени положительно отбираемые генотипы автоматически и постоянно соотбирают свою оптимальную генотипическую среду. Этим, вероятно, объясняется два обстоятельства: то, что, во-первых, генотипы, количественно доминирующие в природных популяциях, и входящие в их состав отдельные аллели, обладают в большинстве случаев повышенной по сравнению с вновь возникающими в них мутациями относительной жизнеспособностью, а во-вторых, относительная «загруженность» генами большинства «нормальных» признаков, затемняющая часто простые, моногибридные расщепления между природными таксонами даже в тех случаях, когда в соответствующих скрещиваниях изучается расщепление по отдельным более или менее «качественным» различиям между этими таксонами. Это же определяет, по-видимому, целый ряд как внутрипопуляционных, так и внутривидовых генетических корреляций между признаками и свойствами. Таким образом, отбор по признаку или генотипу влечет за собой неизбежно тот или иной «хвост» или шлейф автоматически соотбираемых генов-модификаторов, повышающих относительную жизнеспособность и полигенность основных отбираемых признаков или свойств.

Теперь рассмотрим важнейшие формы отбора с точки зрения его влияния на структуру популяции.

Как уже упоминалось ранее, все природные популяции представляют собой совокупности особей, являющихся носителями различных генотипов; популяция является генотипической смесью. В этой генотипической смеси разные генотипы обычно представлены весьма разными численностями (концентрациями)

и кроме того, морфофизиологически в очень разной степени могут отличаться друг от друга; большинство количественно доминирующих генотипов обладает целым рядом общих наследственных признаков. В ряде случае при относительной стабильности абиотических и биотических внешних условий и относительно большом возрасте популяции количественно доминирующие генотипы или генотип популяции. могут оказаться и наиболее «выгодными» с точки зрения отбора. В этих случаях отбором будут отметаться все более или менее резкие отклонения от среднего или модального типа популяций и соответственно положительно отбираться уже количественно преобладающие в ней генотипы, фенотипически и биологически сходные друг с другом; такой отбор Р. А. Фишером и Дж. Г. Симпсоном был назван центростремительным, а И. И. Шмальгаузеном — «стабилизирующим отбором» (Fisher, 1930; Шмальгаузен, 1946). Графически эта форма изображена на рис. 54.

С другой стороны, в ряде случаев может протекать отбор, ведущий к изменению среднего или модального типа популяции. В тех случаях, когда в популяции возникают генотипы (в результате возникновения новых мутаций или перекомбинации в скрещиваниях прежних генотипов), обладающие новыми селективными свойствами, или меняются условия абиотической и биотической среды, может возникнуть новый вектор отбора, ведущий к замене одних количественно преобладающих генотипов другими (см. рис. 54); эта форма отбора может быть названа «прямой» или «ведущей» (Fisher, 1930a; Huxley, 1974).

Несколько иной является ситуация, при которой в пределах популяции на более или менее длительное время устанавливается динамическое равновесие между двумя или несколькими генетически различными формами; это следует называть внутрипопуляционным полиморфизмом (Ford, 1962). Генетическая и селекционная природа внутрипопуляционного полиморфизма может быть различной. Например, диморфизм может быть обусловлен повышенной относительной жизнеспособностью гетерозиготы по двум аллелям (*Aa*), по сравнению с жизнеспособностью обеих гомозигот (*AA*, *aa*); в этом случае в зависимости от количественных соотношений относительных жизнеспособностей всех трех генотипов установится то или иное количественное соотношение между двумя морфофизиологически отличающимися фенотипами в популяции (гетерозиготный полиморфизм). Примерами могут служить диморфизм по мутации eboni в модельных популяциях дрозофилы (L'Heritier, 1936) и серповидно-клеточная анемия у человека в малярийных очагах (Kalmus, 1957).

В других случаях равновесный внутрипопуляционный полиморфизм может быть вызван тем, что две (или более) генетически различные формы обладают преимуществами в разных условиях, например в разные сезоны года; при этом в результате

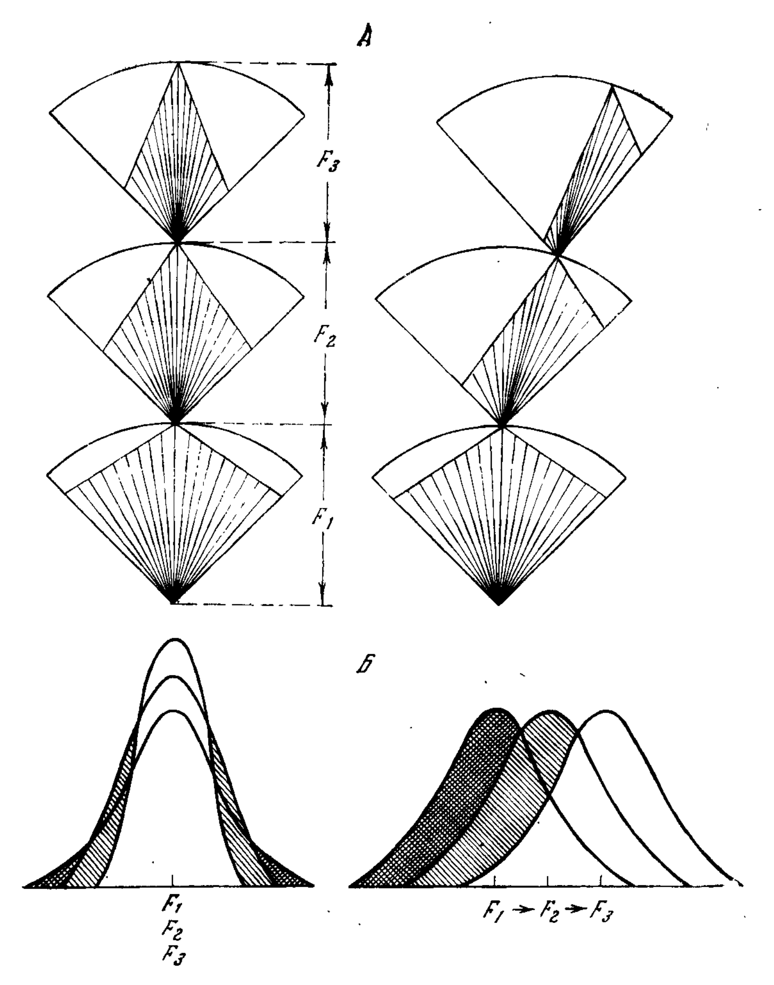


Рис. 54. Схема действия стабилизирующей (слева) и движущей (справа) форм естественного отбора

На популяционных кривых заштрихованы элиминируемые действием отбора варианты; в верхней половине рисунка показано действие тех же форм отбора, выраженное через элиминацию особей внутри одного потомства. Ориг.

разнонаправленных давлений отбора на эти формы может установиться (на том или ином уровне) их количественное динамическое равновесие; достаточно хорошо изучен случай с преимущественным выживанием в зимний сезон «красных», а в летний сезон — «черных» форм у двухточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* (Тимофеев-Ресовский, 1940b; Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1965). Эта форма полиморфизма называется «адаптационной». Хорошим примером адаптационного полимор-

физма являются изученные Р. Веттштайном и Н. В. Цингером «раннелетние» и «позднелетние» формы у ряда луговых растений; под влиянием тех или иных (в разных случаях очень разных) условий отбираются генотипы, цветущие в разное время, что в одних условиях приводит к длительному равновесному диморфизму, а в других — может привести и к образованию «яровых» и «озимых» форм (Wettstein, 1935; Цингер, 1909, 1928; Ростова, 1967).

Таким образом, внутрипопуляционный полиморфизм может явиться результатом как действия ведущего отбора (гетерозиготный полиморфизм), так и особой более сложной формы отбора, получившей наименование «дизруптивного» или «разрывающего» отбора (Mather, 1941, 1973).

Таким образом, при помощи чисто феноменологической классификации во внутрипопуляционном отборе можно выделить пять основных форм: отбор по относительной жизнеспособности, отбор по фенотипическому признаку, стабилизирующий отбор, ведущий отбор, дизруптивный отбор. Еще раз следует подчеркнуть, что отбором всегда как подхватывается, так и отмечается определенная группа генотипов, представляющая носителей основного отбираемого признака или свойства и автоматически соотбираемая группа генов-модификаторов, повышающих селективное значение отбираемого признака. Однако все классификации так называемых «форм» отбора условны; природа же действия отбора едина и сводится только к процессу изменения вероятности достижения разными индивидами репродукционного возраста.

Выше говорилось, что в первую очередь нас интересует протекание отбора внутри популяции. Но, как уже упоминалось, понятие «отбор» включает и процессы, вытекающие из конкурентных отношений между различными группами особей внутри вида, а также между различными видами. И на этих уровнях конкретные формы отбора в их феноменологическом понимании могут быть весьма различными и их соответственно можно при желании по-разному классифицировать. Некоторые авторы пользуются для всех этих случаев термином «групповой отбор». Рассмотрим эту форму естественного отбора несколько подробнее.

Население каждого вида и занимаемый им ареал представляют собой сложную мозаику популяций с разной численностью особей, отделенных друг от друга разной степенью изоляции и населяющих иногда сходные микротерритории, иногда весьма различные по физико-географическим и биоценотическим условиям. Как уже говорилось, все популяции внутри вида гетерогенны в той или иной степени и по своему составу, различаясь или по смеси составляющих их генотипов, или по относительной их концентрации. В результате сказанного выше можно утверждать, что в пределах вида нет двух идентичных популяций и что разница между ними может быть выражена в очень разной степени. Из

этого уже с неизбежностью следует признание межпопуляционного отбора.

Действительно, Ч. Дарвин обосновал принцип естественного отбора индивидуальной наследственной изменчивостью при наличии борьбы за существование. На популяционном уровне мы имеем то же самое: наследственные различия между популяциями и борьба между популяциями при постоянстве видового ареала (аналогичного постоянству численности особей в пределах вида); конечно, размеры видового ареала и общая численность особей сравнительно постоянны при более или менее стационарных условиях жизни вида и могут увеличиваться и уменьшаться в определенных пределах. Следует подчеркнуть еще раз, что межпопуляционный отбор (так же как и межвидовой) в конечном счете сводится все к тому же индивидуальному отбору, основанному на дифференциальной вероятности достижения репродукционного возраста особями.

Следует отметить одно важное отличие, ставящее межпопуляционный отбор в особое положение среди других форм отбора. Конкуренция между индивидами и видами протекает без нивелировки различий скрещиваниями; на уровне индивидов это связано с дискретной природой единиц наследственной изменчивости, а на уровне видов — с нескрещиваемостью между ними в природных условиях. При конкуренции между отдельными популяциями (или группами популяций) в пределах вида сохраняется возможность скрещивания и связанных с нею нивелировок достигнутых разниц и возможность возникновения новых генотипических комбинаций, а тем самым — возможность возникновения новых векторов отбора. При конкурентных отношениях между видами, т. е. таксонами, биологически абсолютно изолированными друг от друга, отсутствуют скрещивание, нивелировка и образование новых генетических комбинаций. Но новые и иногда очень существенные векторы отбора могут возникать в результате независимого сосуществования симпатрических видов в пределах общих территорий или акваторий; их конкурентные отношения ведут к освоению этими видами новых трофических цепей, эдафических пространств и к созданию новых экологических ниш. Этим путем в основном протекает и эволюция целых сообществ, биогеоценозов, а в конечном счете — и флористических и фаунистических типов.

Давление и направление отбора

Эффективность отбора зависит первично от его давления и от направления, в котором он действует.

Перед переходом к дальнейшим рассуждениям следует, однако, несколько уточнить только что употребленные выражения: эффективность, давление и направление отбора. Под эффективностью отбора понимается степень достижения к определенному

(в общем виде произвольно избранному) моменту времени той «цели» отбора, которая определяется совокупностью положительно отбираемых генотипов и, естественно, связанных с ними морфофизиологических свойств организма. Давлением отбора называется степень (которую можно выразить количественно, например, в процентах) преимущества или недостатка тех форм в основном генотипе, на которые, в смысле определения вероятности достижения ими репродукционного возраста, действует рассматриваемый положительный или отрицательный отбор; при этом максимальным давлением отбора будет 100%-ное достижение репродукционного возраста отбираемой формы при полном устранении всех остальных за одно поколение. Под направлением отбора мы понимаем путь к той биологической «цели», которая достигается положительным отбором определенного генотипа или генотипов в ущерб другим. К сказанному выше можно добавить, что вектором отбора можно называть определенное направление отбора, осуществляемое при определенном его давлении. К настоящему времени разработаны строгие количественные методы рассмотрения возможных механизмов действия отбора (Fisher, 1930a, 1936; Ludwig, 1940, 1943; Pätau, 1939; и др.).

Давление отбора теоретически может варьировать от нуля до 100% (если его выражать в процентах преимущества отбираемой формы за поколение) или от 0 до 1 (если его выражать в вероятностях достижения репродукционного возраста отбираемой формы по сравнению с прочими за одно поколение). Можно говорить о давлении как положительного, так и отрицательного отбора. В природе и лабораторных опытах мы можем наблюдать 100%-ный отрицательный отбор, например в случае гомозигот по рецессивным или гетерозигот по доминантным леталям. 100%-ный положительный отбор практически может иметь место лишь в искусственно подобранных смесях из генотипов, в которых лишь один генотип обладает способностью достичь репродукционного возраста. Отсутствие отбора, т. е. ситуация, при которой давление отбора равно нулю, вряд ли может иметь место, различные генотипы всегда будут отличаться друг от друга и при избытке потомства обладать несколько отличающимися вероятностями достижения репродукционного возраста. Отсутствие отбора возможно лишь в условиях «недонаселения» трофической среды и отсутствия леталей. В природных, свободно живущих популяциях мы всегда будем иметь дело с конкурентными взаимоотношениями между разными генотипами при относительно небольших давлениях положительного и отрицательного отбора.

Результативность определенной степени давления отбора в длинной чреде поколений (и это очень существенно) зависит от исходной концентрации в популяции отбираемой формы; при очень низких или очень высоких концентрациях отбора действует медленно, а при средних концентрациях — значительно быстрее (при том же количественном значении давления). На рис. 55

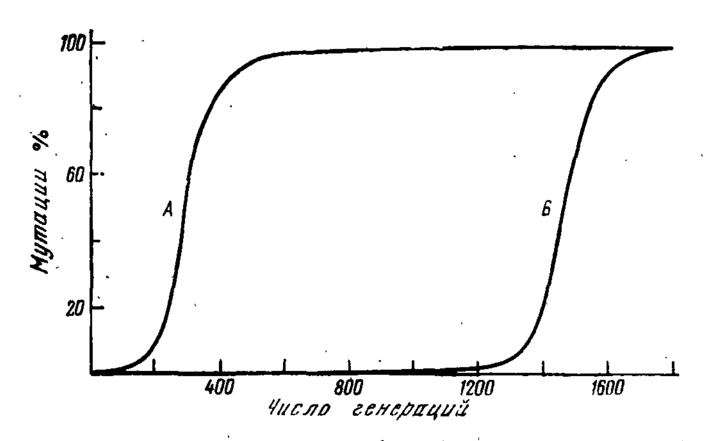


Рис. 55. Кривые результативности отбора (при малом давлении) по отношению к доминантному (*А*) и рецессивному (*Б*) признакам

При очень низких и очень высоких концентрациях отбор действует сравнительно медленно (по Людвигу, 1940)

изображены кривые результативности отбора (при малом значении его давления) в отношении рецессивного и доминантного признаков; при этом на оси ординат отложены значения достигнутых концентраций, а на оси абсцисс — время в числе поколений. О значении исходной концентрации, при которой действует отбор, мы уже говорили в этой главе при обсуждении значения популяционных волн как элементарного эволюционного фактора, приводящих к случайным (иногда очень резким) колебаниям концентраций содержащихся в популяции мутаций. Естественно, что в природных условиях во всех популяциях давление отбора по отношению к любому генотипу или форме само должно флуктуировать в зависимости от флуктуаций самых различных факторов, таких, например, как изменения степени перенаселенности (определяемой как избытком потомства, так и изменениями трофической среды), комбинацией меняющихся биотических факторов среды, флуктуирующими условиями абиотической среды и т. д. Конечно, о давлении отбора содержательно можно говорить лишь применительно к определенному направлению отбора.

Выше мы определили направление отбора как путь к достижению определенной биологической «цели», осуществляемый посредством положительного отбора определенного генотипа или генотипов. Простейшим случаем направления отбора будет приложение положительного или отрицательного давления отбора к определенной аллели, вернее, к содержащему эту аллель генотипу. В более или менее чистой форме такой простейший случай возможен, однако, лишь тогда, когда мы (в лабораторных условиях, в стаде домашних животных или совокупности культурных

растений при применении искусственного отбора) наблюдаем судьбу определенного генотипа в простой и в достаточной степени гомогенной популяции. В природных популяциях, где мы всегда имеем дело с весьма гетерогенной смесью индивидов и где одновременно протекают процессы отбора в разных направлениях и с разными давлениями, мы часто будем наблюдать случаи положительного или отрицательного отбора не одного определенного генотипа, а небольшой совокупности, по их биологическим свойствам сходных, но несколько отличающихся друг от друга, различных генотипов. Это может иметь место особенно в тех случаях, когда отбираются какой-либо количественный признак или свойство генетически определяемые обычно несколькими или многими генами, суммирующимися по своим действиям; или же в тех случаях, когда определенное биологическое свойство, положительно отбираемое по «основному» генотипу, сходно модифицируется наборами различных генов-модификаторов.

В ряде случаев «точкой приложения» отбора может служить в основном определенный фенотипический признак. В этом случае, особенно если положительное давление отбора на этот признак достаточно резко превышает разницу в давлениях на различные генотипы, включающие этот признак, мы будем иметь совместное действие определенно направленного отбора на определенную совокупность различных генотипов, объединенных, однако, общим для всех них основным отбираемым признаком или свойством.

Следует еще подчеркнуть, что в известном смысле можно говорить о том, что отбор первично действует на фенотипы. Это справедливо, если понимать отбор как процесс, определяющий вероятность достижения репродукционного возраста в пределах одного поколения. Когда мы говорим о направлении отбора, мы, конечно, подразумеваем не одно поколение, а целую их чреду, при этом на первый план выступают уже не фенотипы, а их определяющие системы — генотипы.

Наконец, необходимо кратко остановиться на взаимоотношениях направления отбора и перечисленных выше различных форм отбора. Когда мы говорим о тех или иных направлениях отбора то обычно имеем в виду положительный отбор. Однако в случае стабилизирующего отбора вряд ли целесообразно говорить о направлении положительного отбора; ведь стабилизация означает не направление сдвига некоего среднего состояния признаков, а отметание отрицательным отбором крайних вариантов. Формирование же полиморфизма внутри популяции может быть связано как с определенным направлением положительного отбора (гетерозиготный полиморфизм, определяемый положительным отбором гетерозигот), так и двумя или более различными направлениями положительного или отрицательного отбора (адаптационный, и в частности, фенологический полиморфизм) в различных констелляциях местных или временных условий.

Выше мы определили в качестве вектора комбинацию определенного направления и определенного давления отбора. Такое определение представляет ряд удобств, связанных с тем, что в природных условиях направление и давление отбора обычно связаны друг с другом, причем и то и другое во времени может количественно флуктуировать и изменяться. Поэтому удобно пользоваться понятием вектора, причем можно условно говорить о количественных изменениях вектора, понимая под этим изменение давления, и о качественных изменениях вектора, понимая под этим изменение направления отбора.

Ниже мы рассмотрим несколько типичных ситуаций, встречающихся в природе.

Несомненно, у живых организмов имеются признаки и свойства, которые в течение очень длительного времени подвергаются воздействию отбора в одном и том же направлении. Примерами этого могут служить многие из уже упоминавшихся «биотехнических» признаков и свойств, т. е. таких, которые повышают «коэффициент полезного действия» (или оптимального использования энергетических ресурсов) в работе определенного органа в пределах определенного типа строения организма: структура органов чувств, органов движения, органов хранения и переработки информации, желез наружной и внутренней секреции и др. Еще более длительному и направленному к одной и той же неизменной цели воздействию отбора подвергаются некоторые основные фундаментальные и общие свойства живых организмов. Можно упомянуть о раздельнополости, механизме клеточного деления, механизмах мейоза и оплодотворения, оптимальной степени стабильности генотипов, явлениях доминантности части аллелей, ряде весьма общих биохимических структур и т. д.

Совершенно ясно, что при длительном сохранении направления отбора достаточной эффективностью могут обладать и векторы, характеризующиеся весьма малым давлением отбора. Р. А. Фишер (1930, 1931, 1932), например, убедительно показал, что возникновение и поддержание явления доминантности аллелей можно объяснить постоянным, хотя и чрезвычайно низким давлением положительного отбора в направлении укрепления «нормальной» онтогенетической работы количественно преобладающих в популяциях аллелей не только в гомозиготном, но и в гетерозиготном состояниях. Естественно, что при частых изменениях направления отбора конечная биологическая цель может быть достигнута лишь в результате достаточного давления. Векторы отбора в природных популяциях постоянно меняются как (иногда) в отношении их направления, так и (значительно чаще) в отношении давления. Происходить это может под влиянием самых различных констелляций большого числа варьирующих факторов; среди последних особое значение имеют флуктации численности, целого ряда физико-географических условий, биотической среды и конкурентных давлений других видов.

В природных популяциях надо постулировать наличие большого числа относительно кратко действующих векторов отбора, что происходит как за счет весьма часто меняющихся давлений, так и за счет изменяющихся и вновь возникающих направлений отбора. Такая изменяемость векторов отбора, на первый взгляд, должна неизбежно вносить известную статистичность, стохастичность в «работу» отбора и замедлять эффективность его биологических действий. Однако мы выше уже говорили о высокой степени гетерогенности всех природных популяций; сейчас следует рассмотреть значение этой гетерогенности в связи с изменчивостью векторов отбора. С одной стороны, постоянное наличие богатой смеси различных генотипов в популяции является своего рода «глушителем» чрезмерной изменчивости векторов отбора. Часто отбор одновременно может в сходных направлениях воздействовать на разные, но по биологическим основным свойствам близкие генотипы; богатый запас различных генотипов поэтому может смягчить изменчивость векторов отбора, поставляя на место ставших менее «выгодными» другие, с успехом их заменяющие генотипы. С другой стороны, относительно кратковременно действующие векторы отбора являются одним из факторов поддержания части генотипов популяции на уровнях не высоких, но тем не менее «ощутимых» концентраций (порядка процента); такие находящиеся во флуктуирующих малых концентрациях генотипы составляют своего рода «аварийный запас» популяции. «Аварийный запас» генотипов в свою очередь является не только «глушителем» постоянно происходящих кратковременных или долгосрочных изменений внешней, популяционной и генотипической среды, но и поставщиком «кандидатов» для выхода на более широкую популяционную арену новых форм. Такие новые, подхваченные положительным отбором генотипы не только создают новые векторы отбора, но могут, по упоминавшемуся уже нами ранее механизму, автоматически соотбирать и «тащить за собой» новый шлейф генов-модификаторов и, наконец, порождать возникновение новых свойств, иногда не имевших ранее достаточных биохимических предпосылок в онтогенезе.

Таким образом, неизбежная изменчивость векторов отбора в природных популяциях, на первый взгляд, создает представление о броунизации происходящих в популяции процессов отбора и о возникновении опасности, связанной с замедлением работы отбора. Однако гетерогенность всех природных популяций и наличие в них форм, удовлетворяющих не только отборным требованиям «сегодняшнего дня», как раз и создает картину богатейших возможностей внутрипопуляционного действия отбора и своего рода постоянной мобилизованности всех потенциальных биологических возможностей популяции.

Изложенные в этом разделе соображения сознательно касались лишь внутрипопуляционных процессов. Не следует, однако, забывать, что на эти соотношения накладываются конкурентные

взаимоотношения между популяциями, межвидовой и внутриценотический отбор. Этим общая картина работы отбора значительно обогащается, делаясь одновременно более многогранной и тонкой и в то же время становясь более сложной (и менее доступной) для количественного анализа.

Отбор и адаптации

Отбор «работает» двояким образом: устраняя из популяции все генотипы с пониженной жизнеспособностью и плодовитостью (отрицательный отбор) и повышая концентрации генотипов, обладающих повышенной жизнеспособностью и плодовитостью (положительный отбор). При этом под «плодовитостью», конечно, понимается эффективная или результативная плодовитость, т. е. относительная численность потомства, достигающего репродукционного возраста. Не надо, однако, забывать, что положительный и отрицательный отбор всегда являются одновременными реципроками (если что-либо отсеивается, то неизбежно что-то другое отбирается); поэтому разграничение отрицательного и положительного отбора всегда условно и зависит от того, на что направлено наше преимущественное внимание в тех или иных случаях.

Только что сказанное позволяет яснее разобраться в сложном вопросе о взаимоотношениях отбора с многообразными приспособлениями организмов к среде в самом широком смысле этого слова.

Действительно, прежде всего очевидно и ни у кого из эволюционистов не вызывает никаких сомнений, что отрицательный отбор является постоянно действующим и отсеивающим все «неприспособленное к жизни» фактором. Этим постоянно поддерживается определенное (на каждый данный момент) соотношение и соответствие между живыми организмами и их средой обитания. Иногда и результат этой работы отбора называют адаптацией; ниже мы постараемся показать, что это терминологически неудобно. Неудобство это прежде всего связано с тем, что мы в этом общем процессе поддержания соответствия между организмами и средой обитания не можем обычно вычленить конкретные, отдельные морфофизиологические свойства, история возникновения и развития которых может подлежать конкретному анализу и интерпретации. Это общее, постоянно поддерживаемое отбором соответствие между организмом и средой связано с весьма общим типом строения соответствующих организмов и с бесчисленными изменениями самых разнообразных их морфофизиологических свойств. Поэтому целесообразно выделять то, что только что было кратко охарактеризовано в качестве некоего «общего фона», на котором протекает целый ряд специальных процессов, контролируемых отбором и приводящих к развитию различных морфологических свойств; именно последние и следует называть адаптациями.

Об адаптациях целесообразно говорить лишь по отношению к определенным, конкретным как очень общим, так и специальным морфофизиологическим свойствам рассматриваемых организмов, с одной стороны, и по отношению к более или менее общим или частным факторам среды обитания соответствующих организмов — с другой. В этом смысле следует формулировать понятие и термин «адаптация», не придавая ему неопределенного содержания «соответствия организмов со средой». Следовательно, ада-

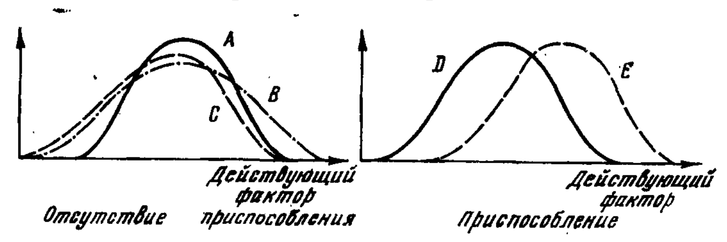


Рис. 56. Схема возникновения адаптации

При изменении формы кривой и сохранении среднего значения признака адаптации в узком смысле не происходит (*А. В. С*); лишь в случае сдвига среднего значения признака (от *Д* к *Е*) можно говорить о возникновении адаптации. По оси ординат — величина выживаемости (из Тимофеева-Ресовского, 1934)

птациями должно называться возникновение и развитие определенных конкретных морфофизиологических свойств, значение которых для организма однозначно связано с теми или иными общими или частными условиями среды.

Схематически это представлено на рис. 56: здесь изменения вариационных кривых *А, В, С* не дают сдвига го значения: лишь в четвертом случае, при возникновени ой с иной модой, мы можем говорить об адаптации, или, точ лементарном адаптивном явлении (подробнее см. гл. XI). понимании адаптации могут быть весьма различны по с природе и масштабам. Некоторые адаптации могут открыват ветствующему организму возможности освоения новой ж ой зоны; другие же ведут к созданию новых, иногда очень экологических ниш или являются приспособлениями к еленным, часто экстремальным условиям физико-географи й среды. Адаптациями могут быть и весьма общие и весьм е морфофизиологические свойства в плане взаимосвязи о ма с его биотической и абиотической средой. Более подро классификация адаптаций дается в гл. XI.

В конце настоящего раздела следует более по рассмотреть вопрос о значении естественного отбора в кновении и развитии адаптаций. В гл. III мы говорили о ентарных эволюционных структурах и явлениях; при этом кивалось, что элементарное эволюционное явление отнюдь е является эволюцией, а лишь, безусловно, необходимой пр лкой та-

ковой. В предыдущих и этой главах показывается, что хотя (как было кратко описано в первой части этой книги) разнообразные феномены и общее поступательное движение эволюции живых организмов на нашей планете мы легко усматриваем лишь в большом плане макроэволюции, необходимые элементарные явления, лежащие в основе макроэволюции, и «пусковые механизмы» (которые подробнее будут рассмотрены в следующей главе) неизбежно протекают на микроэволюционном уровне. Подобно этому и адаптации, которые в развитой форме мы наблюдаем и описываем на макроэволюционном уровне, неизбежно должны иметь свои элементарные явления (образующиеся в онтогенезе особей соответствующих организмов) и свои пусковые механизмы. Такие элементарные явления и пусковые механизмы, лежащие в основе адаптаций любого масштаба, совершенно неизбежно должны формироваться на микроэволюционном уровне.

Рассмотрение биологических признаков и свойств мутаций, являющихся элементарным материалом эволюции, показало (гл. IV) почти беспредельное разнообразие и разнонаправленность вызываемых мутациями наследственных изменений; это разнообразие ограничивается лишь «онтогенетическими возможностями» каждого данного вида, но в то же время новые наборы мутаций могут создавать и новые онтогенетические предпосылки для дальнейших наследственных изменений. Естественно, что возникновение любых сложных адаптаций в конечном счете определяется «потенцией» наследственной изменчивости, которая очень велика. Но в гл. III при оценке мутационного процесса как элементарного эволюционного фактора мы уже говорили о том, что мутационный процесс как таковой не может направлять протекания наследственного изменения живых форм во времени; таким направляющим фактором не являются и статистически случайные процессы колебания численности («волны жизни») в популяциях и изоляциях. Направляющим фактором является лишь естественный отбор, который один лишь способен векторизовать развитие полезных для вида морфофизиологических свойств: и те из них, которые характеризуются однозначными связями с определенными компонентами среды обитания, и должны рассматриваться как адаптации в процессе становления и развития.

Естественный отбор является основным фактором, поддерживающим должное равновесие между организмом и средой, а также определяющим становление и развитие адаптаций.

* * *

На основании всего сказанного о естественном отборе нам остается ввести его в ту классификацию элементарных эволюционных факторов, которая была дана в начале этой главы. Согласно этой классификации, мутационный процесс и популя-

ционные волны являются факторами — поставщиками элементарного эволюционного материала, а изоляция во всех ее формах — фактором, определяющим становление и усиление внутри- и межпопуляционной дифференцировки. Все эти три фактора не являются направляющими эволюционный процесс и в этом смысле не являются «творческими». Естественный отбор является единственным и достаточным направляющим эволюцию элементарным фактором; его действие всегда векторизовано. Благодаря этому отбор вызывает общие и частные приспособления, онтогенетическую дифференцировку и специализации, а в связи с этим — и возможность возникновения иерархически дифференцированных филумов. Филогенетическая дифференцировка, т. е. возникновение нескольких форм из одной исходной, осуществляется по отношению к основным биологическим признакам и свойствам опять-таки отбором, но, как указывалось в разделе об изоляции, при непременном закреплении возникающих и подхваченных отбором различий путем образования тех или иных внутри- и межпопуляционных изолирующих барьеров. Отбор, несомненно, является единственным и достаточным фактором, вызывающим эволюционный прогресс. Давление отбора может быть весьма различным, часто характеризуясь, кроме того, чрезвычайной длительностью. Благодаря векторизованности в природных условиях отбор обычно перекрывает давление мутационного процесса и давление популяционных волн, а давление изоляции лишь усиливает эффективность отбора.

Глава шестая

ПУСКОВЫЕ МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИИ

В гл. III мы сформулировали понятие элементарного эволюционного явления, каковое представляет собой достаточно длительное изменение генотипического состава популяции. Там же мы особо подчеркнули, что элементарное эволюционное явление — обязательная предпосылка любого процесса формообразования. В то же время само по себе возникновение элементарных эволюционных явлений еще отнюдь не является эволюционным процессом, так как элементарное эволюционное явление, будучи относительно длительным, захватывающим многие поколения соответствующего вида, в то же время, с точки зрения как сроков протекания эволюционных процессов, так и морфофизиологического их содержания, является недостаточно длительным и недостаточно векторизованным.

Поэтому следует сформулировать еще одно необходимое понятие — пусковые механизмы эволюции. Таковыми являются

процессы, протекающие внутри каждой популяции и во взаимоотношениях между популяциями, выводящие изменяющиеся популяции и группы популяций на эволюционную арену. Эти векторизованные внутривидовые процессы завершаются, как правило, в пределах определенного временного уровня, эволюционно достаточно существенным изменением вида во времени.

1. Предпосылки возникновения пусковых механизмов эволюции

Попробуем конкретно представить себе структуру видового ареала. Общее население каждого вида распадается в конечном счете на популяции, представляющие собой совокупности особей, внутри которых в той или другой мере осуществляется панмиксия, разделенных тем или иным давлением той или иной формы изоляции. В действительности биологический вид и представляет собой сумму таких популяций, причем степень и форма их изоляции друг от друга может быть весьма различной; часто образуются группы популяций менее изолированные между собой и в значительно большей степени изолированные от других таких же групп.

Популяционная структура разных видов различна: известны реликтовые и вымирающие виды с очень ограниченным ареалом, практически состоящим из одной, далее неподразделимой популяции. В то же время имеется много хорошо изученных видов с огромными ареалами, огромным числом отдельных популяций, распадающихся на группы более или менее сходных по морфофизиологическим признакам, образующих хорошо различимые подвиды.

Теперь рассмотрим, что происходит в природных условиях в пределах каждой популяции. Из описанного в предыдущей главе ясно, что любая популяция любого вида постоянно подвержена тому или иному давлению всех четырех элементарных эволюционных факторов. Действительно, мы знаем, что у всех организмов постоянно протекает мутационный процесс; следовательно, все популяции испытывают определенное его давление. Во всех популяциях происходят флуктуации численности особей, приводящие к описанным в предыдущей главе последствиям. Определенное давление изоляции входит в само определение понятия популяции, а естественный отбор, как показано выше, практически также всегда имеет место. Давление всех этих факторов может меняться (часто независимо друг от друга и подчас очень резко).

Это ведет к тому, что популяции представляют собой динамические системы, в которых с течением времени может не только меняться степень давления этих факторов, но и преимущественное давление того или иного из них. Давление мутационного процесса, возможно, менялось на протяжении различных геологических эр и периодов и, несомненно, может меняться в

наше время в связи с резкими локальными повышениями фона химических и физических мутагенов. У некоторых видов время от времени происходит более быстрое и резкое, чем обычно, повышение или понижение численности особей в том или ином регионе видового ареала, что неизбежно приводит к изменению давления популяционных волн. В истории каждого вида и любой территории могут возникать изоляционные барьеры, или могут снижать давление прежде существовавшие барьеры. Наконец, постоянно меняется, в зависимости от меняющихся сочетаний различных условий, давление естественного отбора; оно может повышаться, менять вектор или иногда резко падать. Все такого рода изменения давлений различных элементарных эволюционных факторов могут выводить любой из этих факторов на положение доминирующего.

После краткого рассмотрения динамики воздействия эволюционных факторов на любую отдельную популяцию перейдем к рассмотрению взаимосвязи и взаимодействий между разными популяциями в пределах вида.

Все популяции в природных условиях находятся в динамическом состоянии, и в то же время, как уже упоминалось выше, они находятся друг с другом в различного рода взаимодействиях. Характер и степень таких взаимодействий между популяциями внутри одного вида определяются в основном степенью их территориальной близости, степенью давления изоляции между смежными популяциями.

По биологическому содержанию эти взаимодействия также могут быть весьма многообразными; их можно, однако, разбить на две основные группы. К первой группе относятся случаи односторонних или двусторонних проникновений или взаимопроникновений отдельных достаточно интенсивно отбираемых генотипов (или отдельных мутаций, входящих в разную генотипическую среду) из одной популяции (в которой данный генотип или мутация достигли высокой концентрации) в другую. Этим путем происходит обмен генотипов между территориально смежными и не отделенными друг от друга практически непреодолимыми изоляционными барьерами популяциями; так, «прогрессивные» признаки и свойства могут мигрировать, распространяясь во все бóльших частях ареала до тех пор, пока не достигнут либо непреодолимых для них барьеров, либо своих «адаптивных границ» (см. рис. 12, 13, 17).

Наряду с такой диффузией отдельных генотипов могут протекать взаимодействия, относимые нами ко второй группе, массовые или групповые вытеснения особями одной популяции особей другой популяции. Этим путем происходит как бы расселение на основе повышенной дифференциальной размножаемости одной популяции за счет соседних; такого рода явления могут, естественно, происходить лишь в тех случаях, когда одна из популяций в большинстве составляющих ее особей достигает бо-

лее высокой степени относительной жизнеспособности по сравнению с другой в данной совокупности условий.

Конечно, только что описанные нами две основные группы биологических взаимодействий между популяциями вида представляют собой крайние случаи в чистом виде. Практически в природных условиях мы будем иметь дело с переходными случаями или с одновременным протеканием процессов, относящихся к обеим описанным выше основным группам. Все только что описанные явления могут, несомненно, с течением времени захватывать территории и группы популяций разного, иногда очень большого масштаба.

2. Некоторые проявления действия пусковых механизмов эволюции

Согласно формулировке понятия «популяция как элементарная эволюционная структура», границами между популяциями являются места давления изоляции между данной популяцией и соседними. Конкретное расположение межпопуляционных границ и степень их выраженности в природных условиях могут быть весьма разнообразными. Для большинства видов растений и животных, не слишком крупных, подвижных и малочисленных, границы популяций обычно совпадают с таковыми элементарных биохорологических единиц — биогеоценозов. Лишь в редких случаях границы популяции со всеми соседними популяциями выражены в одинаковой степени; чаще мы наблюдаем случаи неодинаковой степени изоляции определенной популяции с ее различными соседями. На более или менее обширных пространствах в пределах ареала вида в связи со сложностью и комплексностью как истории соответствующих территорий, так и истории соответствующего вида, в определенных местах располагаются более ясно выраженные изоляционные барьеры. Поэтому практически почти у всех видов популяции объединяются в группы (различные по числу входящих в них популяций), в пределах которых популяции изолированы одна от другой относительно слабо, а каждая группа отделяется от других, соседних более высокими изоляционными барьерами. У некоторых видов с дизъюнктными ареалами или у видов, через ареалы которых в определенных местах проходят существенные физико-географические и геоморфологические границы, картина еще более усложняется образованием комплексов из нескольких групп популяций, причем такие комплексы могут быть относительно очень резко изолированы друг от друга. Эта иерархическая сетка внутривидовых изоляционных барьеров, естественно, накладывает свой отпечаток на степень выраженности межпопуляционных диффузий генотипов, нивелировки различий между соседними популяциями и возможности экспансии с вытеснением одной популяцией соседних.

Теперь следует рассмотреть возможности межпопуляционных дивергенций, т. е. основ внутривидового формообразования (пусковых механизмов, ведущих к образованию внутривидовых таксонов). Систематика и биогеография показывают, что внутри вида мы имеем два крайних типа географической изменчивости: наличие более или менее ясно или резко друг от друга отличающихся географических рас или подвидов и образование количественных градиентов определенных признаков и свойств, возрастающих или убывающих на больших территориях в том или ином определенном пространственном направлении, называемых «клинами» («clyne»; Huxley, 1939a).

Более или менее четкие подвиды образуются в тех случаях, когда между группами образующих их популяций проходят какие-либо резко выраженные биологические или территориально-механические изоляционные барьеры; обычно образование «хороших» подвидов связано и с различными векторами отбора в пределах этих более сильно изолированных участков ареала. Границы между подвидами редко бывают очень четкими: чаще они размыты, образуя более или менее широкие переходные гибридные зоны. Степень выраженности границ между подвидами может зависеть как от высоты разделяющих их территориально-механических изоляционных барьеров, так и от степени какой-либо формы биологической изоляции между ними (например, экологических различий между соответствующими формами или меньшей относительной жизнеспособностью, или приспособленностью к среде обитания гибридов по сравнению с основными формами двух подвидов). Как уже раньше многократно подчеркивалось, в природных условиях мы чаще всего имеем дело со смешанными случаями, в которых внутривидовая дифференцировка форм определяется как условиями изоляции, так и векторами отбора.

Клины возникают обычно в тех случаях, когда большая территория, в пределах которой наблюдаются достаточно ясно выраженные градиенты определенных физико-географических факторов, более или менее равномерно заселена данным видом, причем популяции и группы популяций не разделяются слишком высокими изоляционными барьерами. В этих случаях мы имеем соответствующие возрастающие или убывающие градиенты количественной выраженности тех признаков или свойств, которые имеют соответственно коррелированное отборное преимущество, связанное с направлением изменения соответствующих физико-географических факторов. В других случаях образование клин может быть обязано своеобразному быстрому и направленному расселению вида или, в общей форме, истории вида.

Наконец, возможны случаи, когда и при наличии нескольких ясно выраженных изоляционных барьеров все же под достаточно сильным давлением отбора, действующего в направлении изменяющегося векторизованного физико-географического фактора, образуется градиент связанного с изменением этого давления

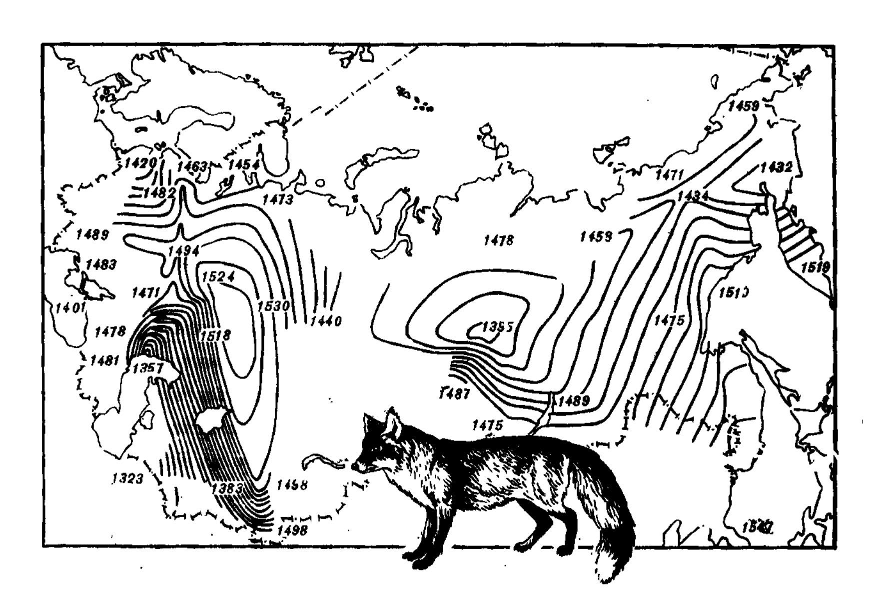


Рис. 57. Клинальная изменчивость длины черепа обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*)

Линиями соединены участки ареала, где обитают особи с одинаковой кондилобазальной длиной черепа, в мм (по Терентьеву, 1965)

отбора соответствующего количественного признака. Рассмотрим конкретные примеры, подтверждающие изложенные положения. Так, на рис. 57 показаны типичные клины по длине черепа лисиц (*Vulpes vulpes*), на рис. 58 — распределение подвидов обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris*) по территории СССР, на рис. 59 показана феногеографическая изменчивость желтой (*Motacilla flava*) трясогузки по всему ареалу данного вида. Наконец, на рис. 60 показаны схематически некоторые варианты распределения популяций барсука в пространстве ареала вида.

Выше мы чисто феномологически рассмотрели внутри- и межпопуляционную динамику. Теперь можно опять вернуться к популяционно-генетическим представлениям, позволяющим вскрыть микроэволюционные механизмы формирования адаптаций и формообразования в свете действия пусковых механизмов эволюции.

Высокая степень гетерогенности всех популяций была весьма удачно названа С. М. Гершензоном (1941) «мобилизационным резервом внутривидовой изменчивости». Как мы видели в предыдущей главе, первичным фактором образования гетерогенности в популяциях является мутационный процесс, но, как уже говорилось, давление мутационного процесса относительно невелико,

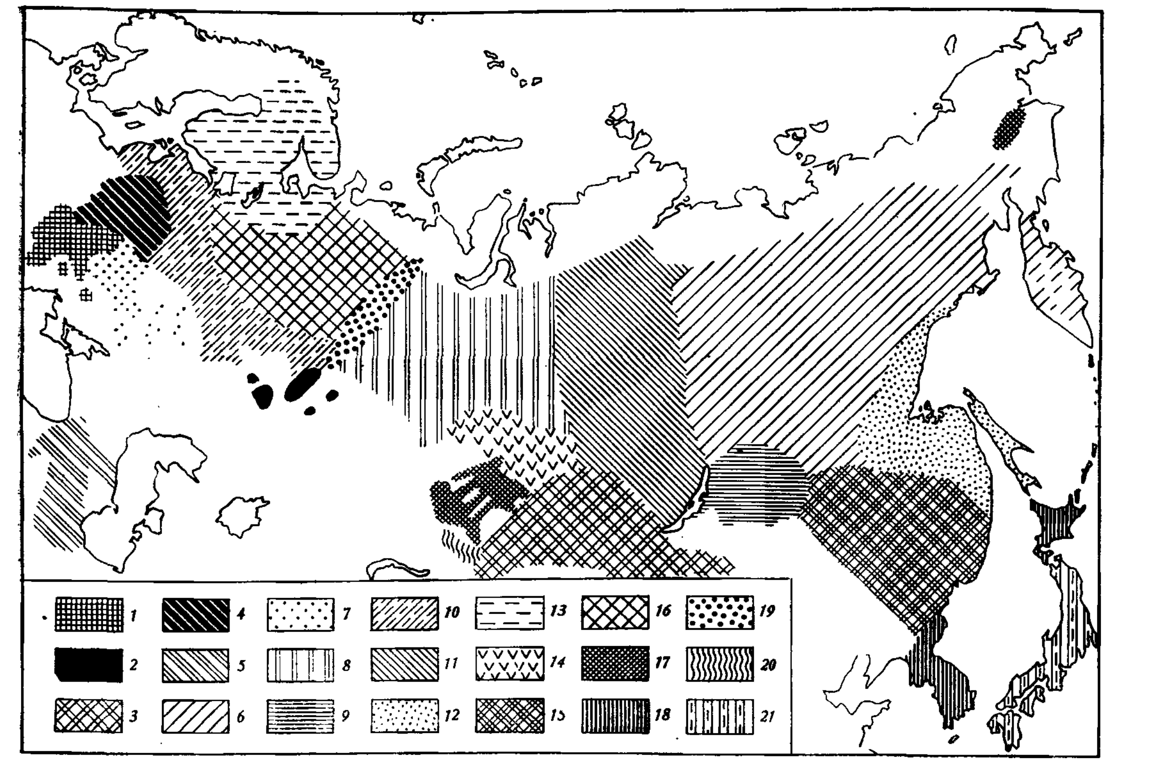


Рис. 58. Географическое распространение 20 подвидов обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris*) в Евразии (*1—4, 6—21*) и викарирующего систематически далекого вида персидской белки (*5 — S. persicus*)

Пример одного их двух крайних типов внутривидового формообразования, при котором весь ареал вида без остатка делится на территории, занимаемые разными подвидами (из Огнева, 1940)

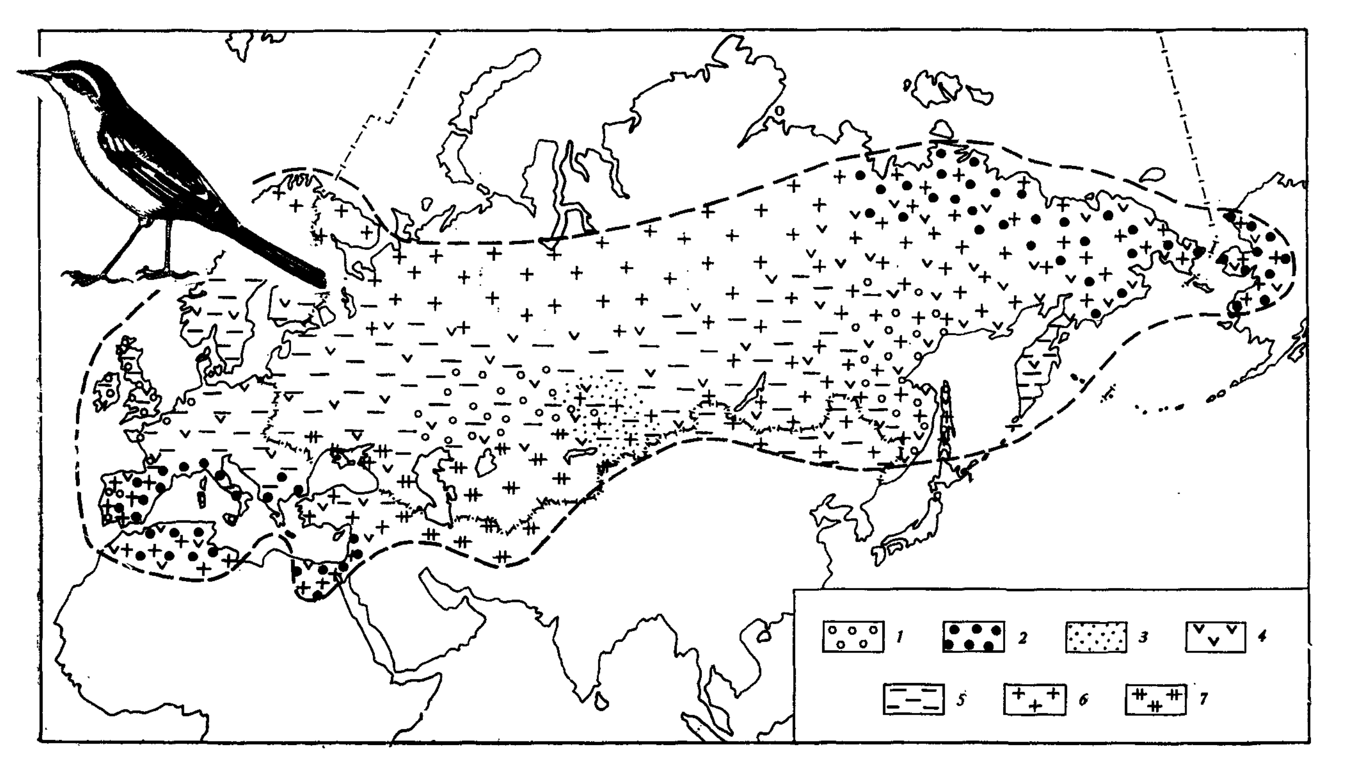


Рис. 59. Феногеография желтых трясогузок (*Motacilla flava*)

Пример анализа встречаемости отдельных признаков, имеющих таксономическое значение в пределах ареала вида. Различные комбинации признаков позволяют выделить лишь небольшое число хорошо определенных подвидов, в то время как значительная часть ареала занята номинальной формой. *1* — желтый пигмент в окраске головы; *2* — оливково-бурый оттенок в оперении головы; *3* — голубоватый оттенок серого оперении головы; *4* — наличие белой брови; *5* — голубовато серая до пепельной окраска верха головы; *6*—свинцово-серая окраска верха головы; *7* — черный верх головы (Ориг. рис. Берегового из Тимофеева-Ресовского и др., 1973)

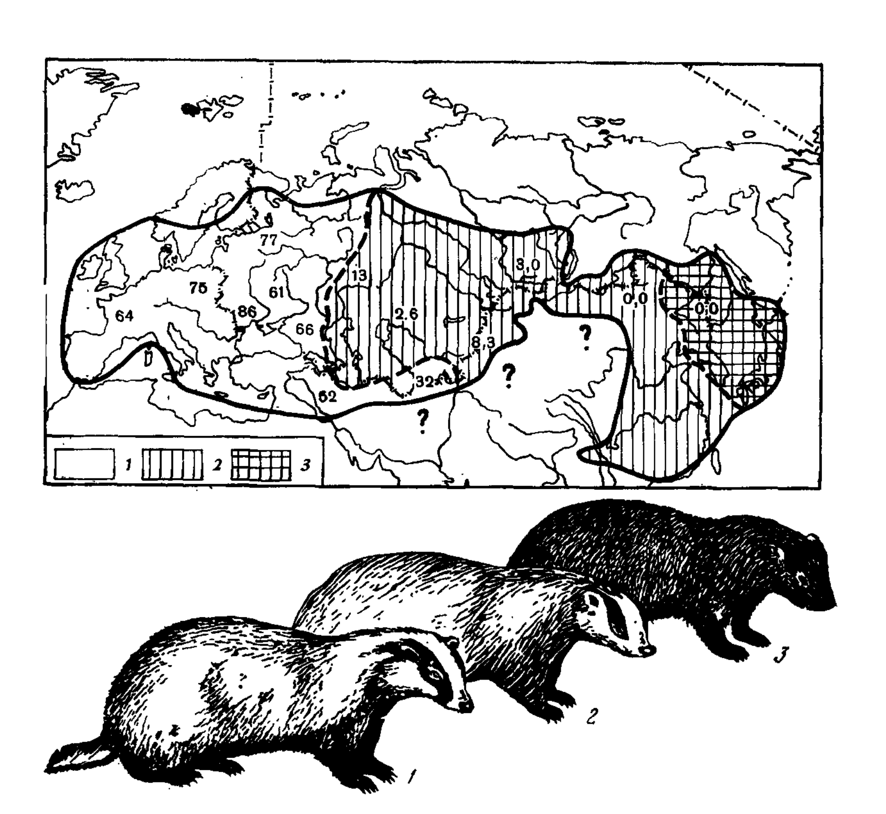


Рис. 60. Феногеография барсука (*Meles meles*) как пример, иллюстрирующий одновременно два крайних типа формообразования внутри вида: образование количественных градиентов определенных признаков внутри всего ареала вида (цифрами обозначены проценты встреч особей с присутствующим первым предкоренным зубом) и наличие резких различий внутри ареала вида (по характеру окраски головы)

1 — встречаемость темной полосы на голове, охватывающей все ухо; *2* — встречаемость узкой темной полосы, проходящей выше уха; *3* — распространение общей темно-бурой окраски головы (по Гептнеру, 1968, из Тимофеева-Ресовского, Яблокова, 1973)

а действие отбора при очень низких исходных концентрациях отбираемых генотипов весьма медленно повышает эти концентрации. Тут вступают в действие случайные факторы, в первую очередь волны жизни, выносящие на поверхность (в более высокой концентрации) то тут, то там те или иные из постоянно повторно возникающих мутаций. Всюдность этих процессов в пространстве и времени приводит к тому, что в пределах каждого вида, в любой совокупности абиотических и биотических условий действительно всегда могут быть мобилизованы нужные и выгодные для вида резервы изменчивости. Такая мобилизация внутрипопуляционных резервов осуществляется естественным отбором и в ряде случаев может закрепляться давлением изоляции. Она приводит

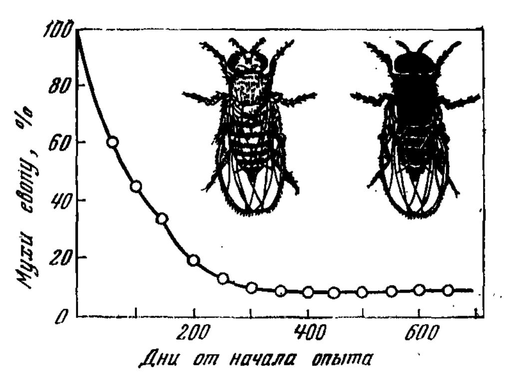


Рис. 61. Гетерозиготный полиморфизм в лабораторной популяции *Drosophila melanogaster* по мутации ebony, устанавливающийся в результате некоторого повышения жизнеспособности гетерозигот по сравнению с жизнеспособностью обеих гомозигот (из Тимофеева-Ресовского, Свирежева, 1965)

к возникновению внутрипопуляционного (или более широкого — внутривидового) полиморфизма, образованию адаптаций и формированию внутривидовых таксонов.

Иногда полиморфизм понимается очень широко, как присутствие определенной группы организмов морфофизиологически различных форм. Такое широкое понимание понятия «полиморфизм» нецелесообразно. Под полиморфизмом следует понимать сосуществование в более или менее динамически равновесном состоянии двух или более морфофизиологически различимых форм в пределах популяции или группы популяций (в предельном случае выключающем все популяции данного вида).

Определяемый таким образом полиморфизм может возникать, как уже отмечалось в предыдущей главе, на основе действия минимум двух различных механизмов. Первый тип полиморфизма называется гетерозиготным. В этих случаях положительному отбору подвергается лишь одна форма — гетерозигота по той или иной мутации; если относительная жизнеспособность гетерозиготы заметно превышает таковую обеих гомозигот, то в популяции в результате постоянного расщепления положительно отбираемых гетерозигот будет автоматически поддерживаться диморфизм (в случае полного доминирования одной из аллелей) или полиморфизм (в случае промежуточного доминирования или «участия в игре» более двух аллелей одного и того же гена).

Экспериментально изученным примером такого гетерозиготного полиморфизма является поведение мутации ebony в модельных популяциях *D. melanogaster* (L'Heritier, Tessier, 1936) (рис. 61), а также некоторые случаи повышенной жизнеспособности гетерозиготных инверсий у разных видов дрозофил. При гетерозиготном полиморфизме в его «чистом» виде, в сущности, положительно отбирается лишь одна форма — гетерозигота; ди- или полиморфизм является автоматическим следствием менделевского расщепления в популяции отбираемой формы. В природных условиях, однако, через некоторое время первоначально автоматически поддерживаемая на определенном количественном уровне рецессив-

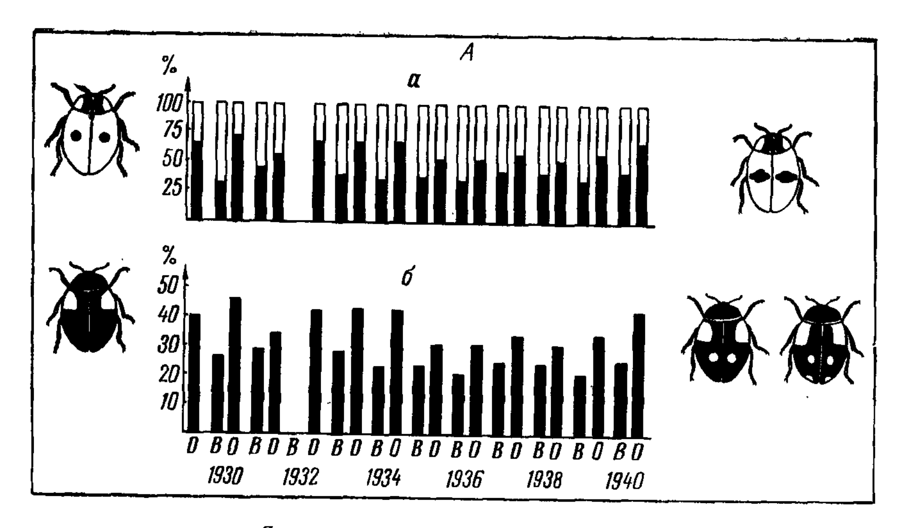
ная гомозигота будет образовывать «шлейф» автоматически соотбираемых генов-модификаторов, повышающих ее относительную жизнеспособность. В результате может или повыситься концентрация этой рецессивной гомозиготы, или вообще исчезнуть генетически диморфное состояние.

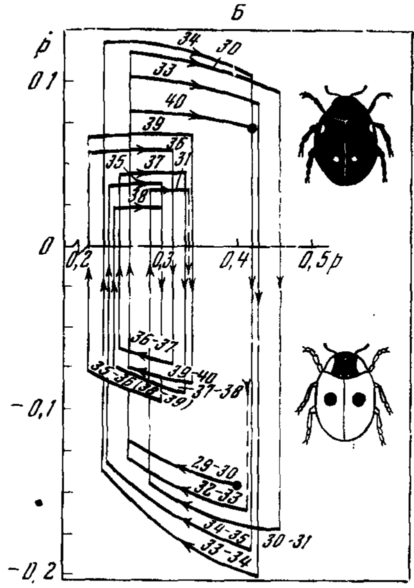
Иным является механизм образования адаптационного полиморфизма. В этих случаях две или несколько генетически различных форм подвергаются действию положительного отбора в разные сезоны года либо в условиях различных экологических ниш в широком смысле. Хорошо изученным примером адаптационного полиморфизма в природных условиях является диморфизм по черным и красным формам в популяциях божьей коровки *Adalia* (рис. 62) и случаи фенологического полиморфизма у некоторых видов высших растений (Цингер, 1909; Ростова, 1967).

Весьма вероятно, что в природных условиях часто встречаются смешанные и переходные случаи между двумя описанными основными типами полиморфизма. Будущие более широкие исследования внутрипопуляционного полиморфизма покажут, нуждается ли приведенная классификация в дополнении или усложнении.

В природных условиях у разных видов животных и растений встречаются случаи локального полиморфизма в определенных группах популяций, с одной стороны, и внутрипопуляционный полиморфизм, охватывающий практически все или почти все популяции внутри вида, с другой стороны; между этими крайностями можно найти всевозможные переходы. В некоторых случаях происхождение различных географических рас или подвидов, несомненно, может быть связано с полиморфностью популяций в центре возникновения вида; при расселении вида в новых занимаемых им регионах могут оказаться достаточно хорошо адаптированными лишь отдельные формы. Таким образом, могут образоваться подвиды, из которых некоторые характеризуются той или иной формой полиморфизма популяций, а другие являются мономорфными. На рис. 22 уже приводилось географическое распространение различных типов окраски божьей коровки (*Harmonia axyridis*) в Восточной Азии; южные и восточные группы популяций полиморфны и содержат три или четыре разные формы; северо-западные содержат лишь одну из четырех форм, а северо-восточные — другую. По-видимому, эта картина связана с историей расселения данного вида.

Конечно, далеко не всегда географическое формообразование является результатом первоначально возникшего внутрипопуляционного полиморфизма. Как уже упоминалось выше, образование более или менее ясно и четко различимых внутривидовых географических таксонов чаще всего связано с наличием в пределах видового ареала достаточно резких изоляционных барьеров и различий в комплексах физико-географических и биологических условий обитания данного вида в разных частях ареала. Значение





А: *а* — процентное содержание черной и красной форм при весеннем (*В*) и осеннем (*О*) сборах; *б* — частота доминантного гена (черная окраска) в популяции; *Б* — изменение частоты гена, определяющего появление черной окраски элитр. По оси абсцисс частота гена, по оси ординат —скорость изменения частоты гена. В нижней части графика частоты ежегодно уменьшаются за счет худшей приспособленности черных форм зимой, в верхней части графика частоты ежегодно увеличиваются за счет лучшей приспособленности этих форм летом. Периодическое изменение вектора отбора по сезонам приводит к полиморфизму в популяции (из Тимофеева-Ресовского, Свирежева, 1966)

Рис. 62. Адаптационный полиморфизм в популяции двуточечных божьих коровок (*Adalia bipunctata*), устанавливающийся в результате преимущественного выживания красных форм во время зимовки и более успешного размножения черных форм летом

изоляционных барьеров общеизвестно: достаточно вспомнить об островных и озерных формах, об обилии локальных форм в достаточно обширных горных системах, где у равнинных видов почти каждая долина имеет свой подвид, а у высокогорных — каждая горная цепь и т. д.

Во всех этих случаях нелегко (и чаще всего невозможно) выявить действие и значение отбора в формировании таких локальных форм, но, исходя из общих соображений, надо полагать, что в той или иной степени естественный отбор принимает участие в формировании дивергенции и между такими, первоначально возникшими под давлением изоляции, локальными формами. В других случаях при отсутствии высоких изоляционных барьеров, но достаточно резких изменениях комплекса физико-географических и биогеоценотических условий в разных частях большой территории (или акватории) ареала вида можно с большой вероятностью утверждать (хотя в большинстве случаев это лишь с трудом поддается конкретному экологическому анализу), что доминирующее значение в географическом формообразовании здесь имел и имеет естественный отбор. У таких видов ряд признаков и свойств образует более или менее ясно выраженные клины, а между большинством подвидов располагаются достаточно широкие переходные зоны с преобладанием гибридных и промежуточных особей.

Существенно еще раз подчеркнуть, что во всех процессах возникновения, развития и той или иной стабилизации новых внутривидовых форм принимают участие одновременно, меняясь лишь по относительному давлению, все эволюционные факторы. Совершенно естественно, что процессы формообразования в той или иной степени связаны с возникновением приспособлений к общим условиям обитания и с адаптациями в узком смысле слова. Описанные выше пусковые механизмы формообразования внутри вида могут протекать двумя путями: аллопатрически и симпатрически. Аллопатрическим формообразованием называют те случаи, когда новая форма возникает и закрепляется на территории либо не занятой исходной формой, либо такой, с которой исходная форма вытеснена новой. Совершенно ясно, что в основе такого аллопатрического формообразования в большинстве случаев лежат те или иные формы территориально-механической изоляции; конечно, длительное существование аллопатрической формы в случае достаточной ее изолированности неизбежно приведет к накоплению в ней целого ряда признаков и свойств, отличающих ее от исходной, что в некоторых случаях может повести (уже вторично) к возникновению той или иной формы биологической изоляции. Симпатрическим формообразованием называются те случаи, в которых новая форма возникает и остается в пределах того же пространства, которое занимает исходная форма. При возникновении таких форм основное значение должны играть те или иные формы биологической изоляции. У целого ряда различных групп животных, по-видимому, первично в этих случаях возникает экологическая изоляция; это позволяет новой форме образовать и занять новые экологические ниши в пределах ареала исходной формы, после чего при достаточной степени давления экологической изоляции эта новая форма стабилизируется, рас-

ширяет свой ареал и может приобрести новый комплекс морфофизиологических признаков и свойств (в случае же недостаточного давления исходной экологической изоляции новая форма исчезает в результате перемешивания и нивелировки с исходной). В связи с рассмотрением значения изоляции в действии пусковых механизмов формообразования следует подчеркнуть три обстоятельства. Как уже говорилось в гл. V, в основе всех форм биологической изоляции лежит, конечно, возникновение генетических различий. Кроме того, в природных условиях очень часто следует ожидать взаимодействия разных типов и форм изоляции; вскользь уже упоминалось, что достаточно длительное аллопатрическое существование определенной формы должно привести и к той или иной степени экологической или морфофизиологической изоляции, а наличие любой формы изоляции должно способствовать закреплению и развитию вновь возникающей собственно генетической изоляции. Наконец, возникновение любых форм биологической изоляции и основанное на них образование симпатрической формы возможно лишь в том случае, если новая форма не будет отметаться отбором.

* * *

Все изложенное выше показывает возникновение и становление тех процессов, которые мы называли пусковыми механизмами эволюции.

По самой природе биологических явлений конкретное содержание этих динамических процессов неизбежно разнообразно; можно сказать даже, что их, видимо, неограниченно много. Главнейшими из них можно считать образование и выход на межпопуляционную арену адаптаций и формообразование, протекающее в конечном счете в отдельных популяциях. Пусковые механизмы эволюции всегда и всюду в живой природе осуществляют постепенную, иногда длящуюся в течение геологических периодов трансформацию видов изменением во времени их морфофизиологической природы. Кроме того, эти же пусковые механизмы через внутривидовое формообразование ведут к формированию существеннейшего этапа эволюции — возникновению вида. Более подробно вид как основной этап эволюционного процесса рассматривается в следующей главе.

Глава седьмая

ВИД И ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Как уже указывалось при формулировке понятия «микроэволюция», завершением микроэволюционных процессов в плане образования и дивергенции новых форм организмов является формирование видов. Рассмотренные нами до сих пор микроэволюционные процессы протекают в совокупностях скрещивающихся и генетически перемешивающихся особей. Только в такой системе взаимоскрещивающихся и перемешивающихся особей возможно образование и изменение бесчисленного количества различнейших генетических комбинаций, являющихся основой для эффективного, тонкого и дифференцированного действия естественного отбора. Образование видов, между которыми в природных условиях скрещивание и генетическое перемешивание (а следовательно, и нивелировка различий) не происходят, открывает новое большое поле деятельности для межгрупповой конкуренции и естественного отбора, выводя на сцену межвидовой отбор. В связи со сказанным выше вполне законно считать вид основным этапом эволюционного формообразования. Поэтому в настоящей главе мы большое внимание уделяем путям видообразования. Кроме того, мы попытаемся в этой главе дать возможно более строгое и в то же время общее определение понятия «вид» и остановимся на подвидовых категориях, ограничениях и трудностях в практическом применении понятия «вид», его содержании и взаимоотношении с аналогичными таксонами у агамных форм и в палеонтологии, а также на основах типологии видов.

ВИД КАК ОСНОВНОЙ ТАКСОН

Со времен К. Линнея в биологии прочно установилось понятие вида как основной систематической категории. Им приходится пользоваться почти всем биологам практически или теоретически.

Однако, несмотря на столь большое значение понятия «вид» как в определении самого этого понятия и его содержания, так и в определении его границ и способов применения в систематике различных групп животных, растений и микроорганизмов до сих пор царят разнобой и неопределенность. Поэтому назрела необходимость дальнейшего развития современной теории вида как основного таксона в систематике и основного этапа эволюционного процесса.

1. Этапы развития представления о виде

До внедрения в биологию эволюционной теории Ч. Дарвина не возникало каких-либо принципиальных вопросов в связи с применением линнеевского понятия «вид» как основной и низшей категории в систематике. Со времени Ч. Дарвина в связи с распространением в биологии эволюционного учения прежде всего изменилось представление о неизменности видов и появилось стремление к отысканию все большего числа переходных форм. Наряду с этим в конце XIX и начале XX в. большое число групп организмов было изучено настолько подробно и на таком большом материале, что появилась необходимость, помимо «больших» линнеевских видов, описывать целый ряд «мелких», но хорошо различающихся подвидовых форм. Наконец, все увеличивающееся количество описанных форм и повышение требований к более тщательному изучению и описанию различных групп неизбежно привели ко все более узкой специализации систематиков и трудности одновременного обозрения систематики различных крупных групп животных, растений или микроорганизмов.

Все сказанное выше повело к тому, что (особенно при слабом развитии теории систематики и известном пренебрежении к ней со стороны бурно развивающихся эволюционных морфофизиологических и экспериментальных биологических дисциплин) возник разнобой понятий и их применения в систематике разных групп. У многих биологов-несистематиков, несмотря на блестящее развитие филогении и палеонтологии, создалось представление об условности системы живых организмов, пропал интерес к установлению теоретических связей между систематикой и другими крупными разделами биологии. Это, с одной стороны, заметно изолировало систематику в общем комплексе биологических дисциплин, что, конечно, не способствовало развитию теоретической систематики. С другой стороны, недооценка систематики привела к обеднению и ограничению ее возможностей, а подчас и должного размаха ее работы; это в свою очередь вызвало угрожающее замедление темпов совершенно необходимого для теоретической и прикладной биологии изучения окружающего нас мира живых организмов.

После того, как уже в конце XIX в. у целого ряда хорошо изученных групп животных было описано большое количество подвидовых форм различного объема и значения, а в зоологической систематике практически утвердилась тринарная номенклатура, в начале текущего столетия А. П. Семеновым-Тян-Шанским (1910), Л. С. Бергом (1910), а затем В. Л. Бианки (1916) была проведена чрезвычайно важная работа по точному определению понятий и границ вида и различных подвидовых категорий. Эти работы весьма способствовали упорядочению и установлению большего единообразия в зоологической систематике низших таксонов; ботаническая систематика по целому ряду причин (отчасти

из-за модного увлечения «элементарными видами» или «жорданонами» без ясного последующего анализа понятия вида и подвидовых категорий) отставала от зоологической в отношении единообразия и четкости определения низших таксонов.

По мере дальнейшего накопления материалов уже к концу двадцатых — началу тридцатых годов возникли новые затруднения. Среди хорошо изученных групп животных (особенно птиц, некоторых моллюсков и насекомых) описывалось все большее количество близко родственных форм, в которых нелегко было наметить границы видов. Это привело О. Клейншмидта (Kleinschmidt, 1926, 1930) к созданию понятия «форменкрайза», а Б. Ренша (Rensh, 1929—1959) — понятия «рассенкрайза».

У некоторых систематиков создалось впечатление о существовании двух принципиально различных категорий: политипных рассенкрайзов и монотипных видов. Такое подразделение, однако, совершенно искусственно, так как между обширнейшими рассенкрайзами и монотипными видами можно найти все степени переходов; да и монотипия многих видов объясняется либо плохой изученностью и недостаточным материалом, либо ограниченным (реликтовым или, наоборот, молодым) ареалом, либо, наконец, отсутствием «хорошей» морфологически удобной групповой географической изменчивости (при наличии изменчивости экологических и физиологических признаков и свойств).

Стали возникать трудности в согласовании понятий и содержании низших таксонов у различных групп живых организмов в зоологии и ботанике, и особенно в неонтологии и палеонтологии. Помимо практических трудностей, попытка более точного анализа понятий вида и подвидовых категорий натолкнулась на принципиальные затруднения у агамных форм и облигатных самоопылителей, а также в палеонтологии.

Все это грозило возродить чисто формальные, или нигилистические, и агностические точки зрения в теории систематики. Положение сильно осложнялось тем, что наблюдения показывали все большее значение физиолого-экологической изменчивости («биологические» виды и расы Холодковского) и градиентов количественно варьирующих признаков («клины» Хаксли, 1939); систематики же в громадном большинстве случаев располагают лишь ограниченным музейным материалом, позволяющим исследовать только относительно крупные морфологические признаки, палеонтологам часто доступны лишь фрагменты скелетов.

В последнее время положение, однако, заметно улучшается. С одной стороны, отчасти в связи с возникновением всех выше упомянутых трудностей, многие крупные систематики (например, зоологи Хаксли, Гептнер, Дементьев, Кинсей, Кейн, Майзе, Майр, Рейнинг, Ренш, Симпсон, Штегман, Штреземан и др.) серьезно заинтересовались теорией видов. С другой стороны, большую роль в оживлении интереса к теоретической систематике сыграло воссоединение долго оторванных друг от друга направлений класси-

ческого дарвинизма и экспериментальной генетики в современном учении о механизмах эволюционного процесса.

На смену «узкой» концепции вида, которой придерживалось в 20-х годах большинство систематиков, исходя из «типологического» понимания вида, пришла в конце 30-х и широко распространилась в 40—50-х годах «широкая» концепция политипного или политипического вида. В результате пересмотра под таким углом зрения серийного материала в музеях систематики перешли на путь объединения мелких таксонов в единый, концепция «видодробительства» сменилась модой «видообъединительства».

Применение кариологических, биохимико-популяционных методов к изучению видов приводит к вторичному увеличению числа признаваемых видов. Показательно, что самые неожиданные находки были сделаны в пределах самых обычных, широкораспространенных и, казалось бы, хорошо изученных видов. Комплексное исследование систематики, генетики и эволюции ряда групп млекопитающих показало необходимость более дробного понимания вида, чем это было принято в 40—50-х годах. Виды-двойники были обнаружены у обыкновенного ежа (семисимпатрические *Erinaceus europaeus* и *E. romanicus*), обыкновенной бурозубки (симпатричные в Европе *Sorex araneus* и *S. gemellus*), число видов *Sorex* в фауне СССР возросло с 13 (Гуреев, 1963) по крайней мере до 18. Множество примеров такого рода приведено в обзорах и сводках (Benirschke, 1969; Воронцов, 1969; Gropp, 1970; Chiarelli, Capanna, 1973; White, 1973; Орлов, 1974).

Таким образом, применение новых эволюционно-генетических подходов к систематике такой хорошо изученной группы, как млекопитающие, показывает, что в ряде случаев широкая концепция вида себя не оправдывает и число признаваемых видов после такого анализа возрастает. Следует, однако, предостеречь исследователей систематики малоизученных групп от пренебрежения к достижениям политипической концепции широкого вида. Именно эта концепция, рассматривающая не типовые экземпляры, а целые популяции, способствовала и способствует наведению необходимого порядка в малоизученных таксонах. Возврат к более узкой концепции вида стал возможным именно благодаря трудам многочисленных исследователей, установивших родственные связи между бесчисленным числом таксонов, описанных в «типологический» период развития систематики. Вероятно именно такой путь — от описания многочисленных видов на основе единичных типовых экземпляров через ревизию этих видов на серийном материале с учетом диапазона морфологической изменчивости популяций и объединением ранее описанных видов в немногочисленные политипические виды к более дробной концепции вида, основанной на комплексном эволюционно-генетическом анализе, и является закономерным для систематики всех групп.

Несмотря на все трудности, мы совершенно убеждены в реальном существовании видов в природе (наряду с известным чис-

лом переходных форм или видов in statu nascendi) и в чрезвычайно большом значении вида как важнейшего этапа в эволюционном процессе. Недаром Ч. Дарвин свой основной труд, в котором излагается теория эволюции, озаглавил «О происхождении видов...».

2. Формулировка понятия «вид»

Долгое время определение понятия «вид» было в основном морфологическим; видом считалась группа особей, обладающих общими морфологическими признаками, сходных между собой так, как могут быть сходны члены одной и той же семьи, занимающая определенный ареал и не скрещивающаяся с другими такими же группами. Но затем в связи с описанием подвидовых форм и развитием наших знаний о генетической природе видов это определение пришлось расширить (Бауэр, Тимофеев-Ресовский, 1943; Добржанский, 1937—1951; Майр, 1940—1963; Тимофеев-Ресовский, 1939а; и др.). Вид теперь определялся как группа особей и географически викариирующих популяций, обладающих общими признаками, занимающих определенный ареал, способных к скрещиванию друг с другом, но биологически изолированных от других таких же видов.

Нам кажется, что в настоящее время понятию «вид» можно дать следующую более полную формулировку. Вид представляет собой совокупность особей, образующих географически или экологически викариирующие популяции, обладающих общими морфофизиологическими признаками, способных в природных условиях к скрещиванию друг с другом (что ведет к возникновению переходных популяций) в совокупности занимающих общий сплошной или частично разорванный ареал; от других видов каждый вид отделяет в природных условиях практически полная биологическая изоляция (нескрещиваемость), благодаря чему возможно полное или частичное перекрывание видовых ареалов. Кроме того, вид представляет собой систему генотипов, формирующих определенную совокупность экологических ниш в биогеоценозах, обладающих общей эволюционной судьбой (определяемой возможностью скрещивания, ведущих к перекомбинации генов и внутривидовой конкуренции) и в этом смысле не зависимых от эволюционной судьбы других видов.

Практически виды могут в разных случаях различаться либо преимущественно морфологическими, либо физиолого-биологическими («биологические» виды почти не отличимы морфологически) признаками, либо географическим распространением (семисимпатрические или аллопатрические виды). Теоретически важнейшим признаком вида является полная изоляция в природных условиях, обусловливающая независимость эволюционной судьбы в упомянутом выше смысле.

3. О практическом применении определения «вид» в систематике

Данное выше определение вида теоретически удовлетворяет всем требованиям, которые необходимо предъявить к этому понятию с точек зрения эволюционной теории и биологической систематики. Но, конечно, как и при всех попытках строгой формулировки групповых понятий, охватывающих варьирующие и связанные переходами комплексные природные явления, эта формулировка не только ограничена по содержанию, но и трудно применима практически.

Так как в определении понятия «вид» существеннейшую роль играет критерий скрещиваемости форм, то оно ограничено организмами с нормальным половым размножением и не применимо к агамным, облигатно-партеногенетическим и облигатно-самооплодотворяющимся формам. По временны́м причинам данное выше определение понятия «вид» в строгой форме не применимо в палеонтологии. К этим ограничениям мы еще вернемся ниже.

Но и в неонтологии половых форм встретится много трудностей при практическом применении понятия «вид». Лишь ничтожная часть видов в настоящее время может быть изучена достаточно полно, чтобы при их описании удовлетворить все требования определения. Но, с другой стороны, специалист и на недостаточном материале в целом ряде случаев может избежать ошибок; важно лишь не вступать в явное противоречие с определением понятия «вид» и стремиться во всех случаях придерживаться его по мере практической возможности.

История систематики показывает, что опытные специалисты, придерживаясь разумных общебиологических точек зрения, несмотря на все трудности, допускали относительно мало ошибок при описании новых видов. Серьезные трудности при описании близких видов возникают в двух случаях: во-первых, в случае аллопатрических видов, где без применения эксперимента невозможно проверить критерий скрещиваемости; во-вторых, в случае так называемых «видов-двойников», когда систематик почти лишен возможности пользоваться наиболее простым и удобным морфологическим критерием (рис. 63). Наконец, практические и принципиальные трудности возникают, когда исследователь сталкивается со становлением новых видов, особенно в пределах обширной группы подвидовых форм.

Самой мелкой из реально существующих в природе биохорологических групп особей следует считать популяцию. Ее мы определили выше (гл. V) как группу особей половых организмов, занимающую определенный ареал, внутри которой практически осуществляется та или иная степень панмиксии (т. е. случайного свободного скрещивания и перемешивания) и которая отделена от других таких же соседних популяций той или иной, иногда очень малой, степенью изоляции.

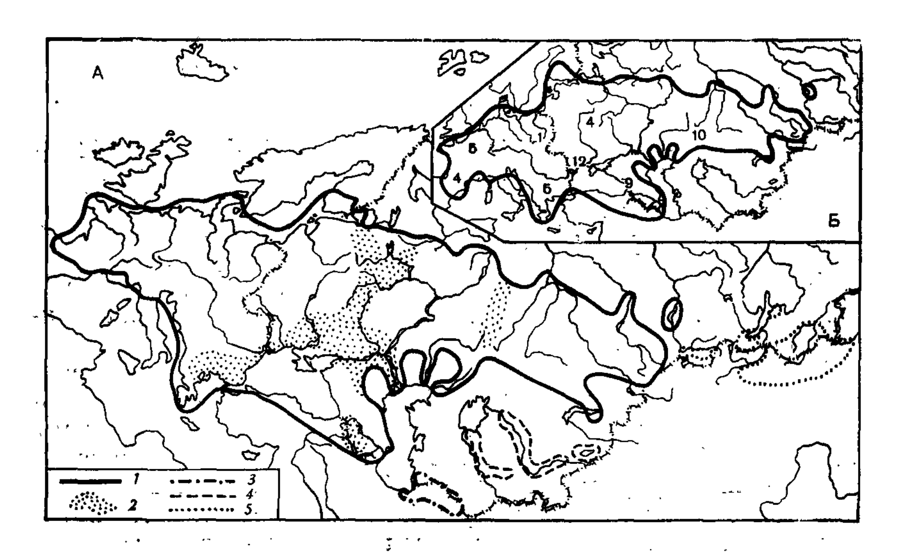


Рис. 63. **Распространение видов-двойников в надвиде полевок *Microtus arvalis* (*А*) и цитогенетическая дифференциация одного из видов-двойников 46-хромосомной *M. arvalis* в пределах ареала (Б)**

Обратить внимание на широкую симпатрию двух видов-двойников *M. arvalis* — *M. «subarvalis»* на рис. *А*. Цифры на рис. *А* — число хромосом, на рис. *Б* — число пар акроцентрических хромосом. *1* — *M. arvalis* (2n=46); *2* — *M. «subarvalis»* (2n=54); *3* — *M. transcaspicus* (2n=52); *4* — *M. ilaeus* (2n=54); *5* — *M. mongolicus* (*А* — ориг., *Б* — по Кралу, Ляпуновой, 1975, с изменениями)

Теоретически надо полагать, что все популяции в пределах вида в той или иной степени отличаются одна от другой количественным соотношением разных генотипов; две совершенно идентичные популяции являются весьма маловероятным предельным случаем. Если даже лишь одна популяция в течение длительного времени (т. е. не случайно или не на пару сезонов или поколений) отличается от остальных по одному или нескольким установимым признакам, проявленным у большинства особей, то она может быть описана как подвид. Подвид определяется как группа особей, занимающих определенный экологический или географический ареал и отличающихся от других особей этого вида по одному или нескольким диагностическим признакам, присущим всем или большинству (так называемое «правило 75%») особей.

Конечно, можно на основании недостаточного материала описать множество ненужных и нереальных форм; при описании подвидов требуется не меньше такта и систематического чутья, чем при описании видов. Так как среди подвидовых категорий, несомненно, существует такая же, в основном филогенетическая, иерархия, как и среди надвидовых категорий, то целесообразно в качестве подвидов описывать лишь «крупные» и «ясные» группы особей, занимающие более или менее обширные географиче-

ские ареалы (за исключением, конечно, тех случаев, в которых описание в качестве подвидов и более мелких форм диктуется специальными соображениями).

Для низших таксонов А. П. Семеновым-Тян-Шанским был предложен, а Л. С. Бергом широко введен в систематику низший таксон natio или племя; им пользовались при описании мелких форм (групп популяций) в пределах того или иного большого подвида, однако Международный кодекс зоологической номенклатуры не признает таксонов ниже подвидового ранга.

Подробный анализ основных признаков и свойств популяций (с точки зрения хорологической, возрастного состава, смены поколений и динамики всей совокупности особей, условий и степени внутрипопуляционной панмиксии и межпопуляционной изоляции), а также подвидовых систематических категорий должен изучаться при разработке современной теории систематики.

ПУТИ ВИДООБРАЗОВАНИЯ И ТИПОЛОГИЯ ВИДОВ

Мы уже говорили о том, что можно наметить два основных пути видообразования: аллопатрическое и симпатрическое. Эти два пути отражают не только хорологическую, но и реальную сторону процесса; различия между алло- и симпатрическим формообразованием значительно более глубоки и являются следствием доминирующего значения тех или иных форм изоляции и действия естественного отбора. Эти же главные пути видообразования определяют основы типологии видов.

1. Основные пути видообразования

При аллопатрическом формообразовании новая форма, в том числе и зарождающийся вид, образуется в части ареала вида, отдаленной от других частей достаточным давлением территориально-механической изоляции. Эта изоляция может возникать и в больших отрезках времени; например, при сокращении или смещении видового ареала с образованием разорванного ареала или с образованием вытесняемым с прежней территории видом дизъюнктных групп популяций в тех или иных рефугиях (например, в ледниковых рефугиях во время наступления ледников, рис. 64). При сохранении сплошного ареала процветающий или даже расселяющийся вид, занимая общую территорию, подразделенную физико-географическими барьерами, в которой отдельные, более или менее сильно изолированные части ареала находятся в достаточно различных условиях и в большом удалении друг от друга, неизбежно распадется на подвиды, подвергающиеся давлению различных векторов естественного отбора. В этих случаях под влиянием как достаточно сильной изоляции, так и различных векторов естественного отбора они с течением времени могут при-

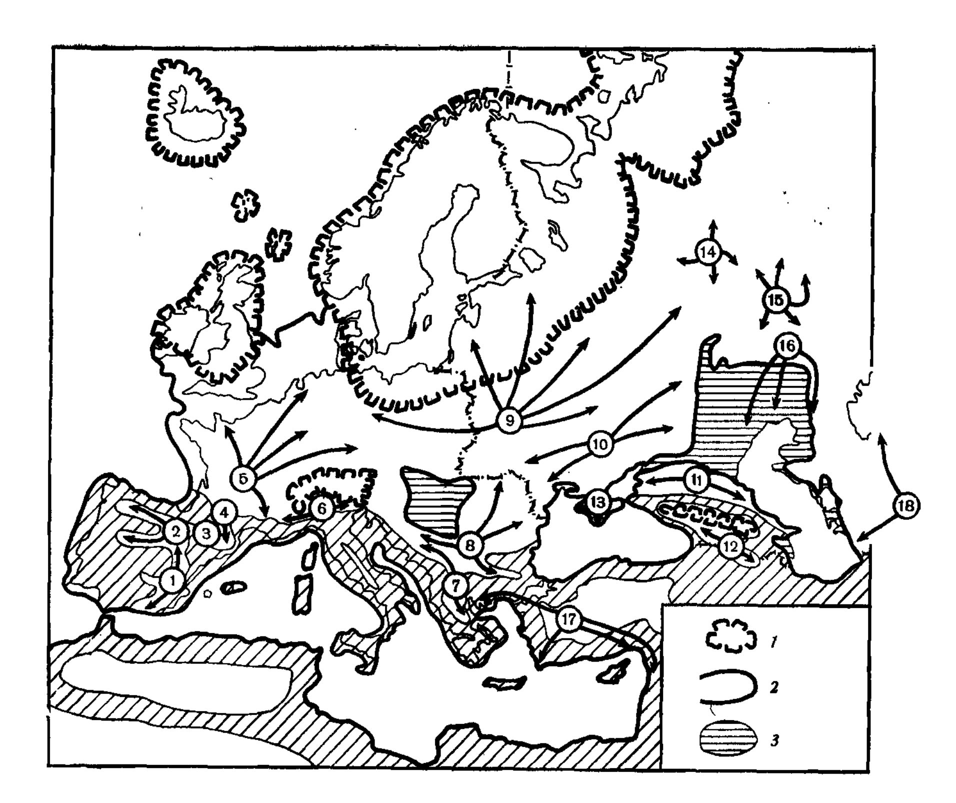


Рис. 64. Плейстоценовые рефугиумы и их влияние на формообразование у полевок группы *Microtus arvalis*

1 — распространение материковых льдов в период вюрмского оледенения; *2* — границы суши и моря; *3* — современная суша, находившаяся в тот период под водой. Цифры в кружках — различные современные виды и подвиды, стрелки — расселение современных видов и подвидов в послеледниковый период (по Кратохвилу, 1959, с изменениями)

обрести и морфофизиологические различия, приводящие к возникновению той или иной формы «потенциальной» биологической изоляции. Если между такими длительно изолированными подвидами возникает разрыв ареала (хотя бы относительно кратковременный), то дивергенция между ними еще усиливается, а при вторичном соприкосновении может привести к сосуществованию в непосредственном соседстве или даже частично на той же территории уже двух форм, достигших достаточно высокой степени биологической изоляции, приводящей практически к нескрещиваемости в природных условиях. В некоторых случаях подвиды, вероятно, в течение достаточно долгого времени изолированные относительно высокими территориально-механическими барьерами, приобретая достаточную степень той или другой формы биологической изоляции, могут расширять свой ареал, не образуя заметных переходных или гибридных зон с соседними.

Наконец, особенно интересны случаи образования расселяющимися видами «кольцевых» ареалов, располагающихся вокруг каких-либо непригодных для жизни данного вида пространств (например, циркумполярные ареалы, ареалы вокруг больших пустынь, горных систем или морей и др.).

Во всех упомянутых выше случаях существенными являются два момента: первичное образование более или менее высоких территориально-механических изоляционных барьеров и сильно выраженная динамика видовых ареалов. Биологическая изоляция, позволяющая двум формам сосуществовать в пределах одной и той же территории или акватории, появляется вторично, по мере накопления морфофизиологических различий. Этими путями формируются типичные аллопатрические ареалы близких видов и часть семисимпатрических, образующихся при вторичном частичном перекрывании ареалов двух форм, достигших видового значения (практически полной или почти полной изоляции в природных условиях). Следует подчеркнуть, что в случае образования по каким-либо причинам (в Голарктике часто под влиянием наступления ледников) резко дизъюнктных ареалов, которые никогда уже (в течение предвидимого геологического времени) не приведут к воссоединению разошедшихся форм в природных условиях, исключается возможность встречи, скрещивания и перемешивания этих форм; поэтому такие формы с резко дизъюнктными ареалами, даже в случае их большой систематической близости, можно считать «хорошими» видами с эволюционной точки зрения. На рис. 36 приведены соответствующие конкретные примеры.

При симпатрическом видообразовании новая форма, как правило, должна формироваться на основе первично возникшей биологической изоляции. Если давление биологической изоляции достаточно и такая новая форма не попадает под действие отрицательного естественного отбора, то с течением времени при усиливающейся биологической изоляции и неизбежно связанным с ней несколько иным направлением отбора, такая форма может достичь ранга вида, перейдя в условия практически полной изоляции в природных условиях от исходной. У растений относительно часто может первично возникать собственно генетическая изоляция (например, полиплоидных форм) при участии самоопыления; такие случаи у растений, по-видимому, возникают часто, но далеко не всегда подхватываются и стабилизируются естественным отбором. У животных первичное возникновение собственно генетической изоляции происходит в форме появления робертсоновских транслокаций, инверсий и некоторых других типов хромосомных мутаций, а иногда — андрогенеза и гиногенеза. Чаще первично могут возникать экологические и морфофизиологические формы биологической изоляции. Поскольку они неизбежно связаны с возникновением новых экологических ниш, то часть из них может быть закреплена естественным отбором,

стабилизироваться и при вторичном участии территориально-механической изоляции выйти на эволюционную арену и привести к образованию новых видов. Симпатрически образовавшиеся виды могут впоследствии выйти за пределы ареала исходного родительского вида, образуя с ним семисимпатрическую пару ареалов, а в предельном случае — сформировать и аллопатрические ареалы.

Пути видообразования, в сущности, сводятся к двум описанным выше: к аллопатрическому и симпатрическому. На первом пути в начале процесса формообразования ведущую роль играет территориально-механическая изоляция, а на втором — биологическая. Однако нельзя забывать, что в природных условиях в конечном счете мы всегда будем иметь дело с участием различных форм изоляции в стабилизации новой формы. Наконец, нужно иметь в виду, что, как было показано в предыдущей главе, во всех процессах формообразования постоянно и неизбежно действует естественный отбор как закрепляя возможность выхода на эволюционную арену новой формы, так и вызывая и закрепляя различия в биологических свойствах между исходной и новой формой. Все эти комплексные процессы протекают и при видообразовании, усиливаясь у симпатрических и семисимпатрических форм конкурентными отношениями между ними и отсутствием нивелировки при помощи перемешивания и скрещивания достигнутых различий. Еще раз укажем, что семисимпатрия видов может развиваться как на основе аллопатрического, так и симпатрического типа видообразования.

Процесс видообразования является протяженным во времени. В тех случаях, когда первично возникает собственно генетическая форма биологической изоляции, которая с самого начала обычно приводит к очень высокой степени изолированности новой формы, видообразование (если такая форма будет подхвачена и закреплена отбором) может протекать очень быстро (скажем, несколько десятков или сотен поколений), как это бывает у полиплоидных видов растений. Полиплоидия — один из немногих случаев резкой перестройки всего кариотипа, тотчас же ведущий к возникновению репродуктивной изоляции. У покрытосемянных растений (Angiospermae) около 30—35% видов полиплоидны (Stebbins, 1950). Полиплоидные виды более изменчивы; это ведет к тому, что такие виды легче закрепляются на периферии ареала рода. Для многих растений Палеарктики установлено, что наибольший процент полиплоидов приходится на места с более жесткими условиями существования (рис. 65). Об этом же свидетельствует и анализ распространения полиплоидов у злаковых (табл. 4).

Полиплоидия является одним из эффективнейших генетических изолирующих механизмов эволюции у растений, играя роль важнейшего механизма изоляции и поддержания генетической целостности обособившихся популяций.

Однако во многих случаях, особенно при географическом видо-

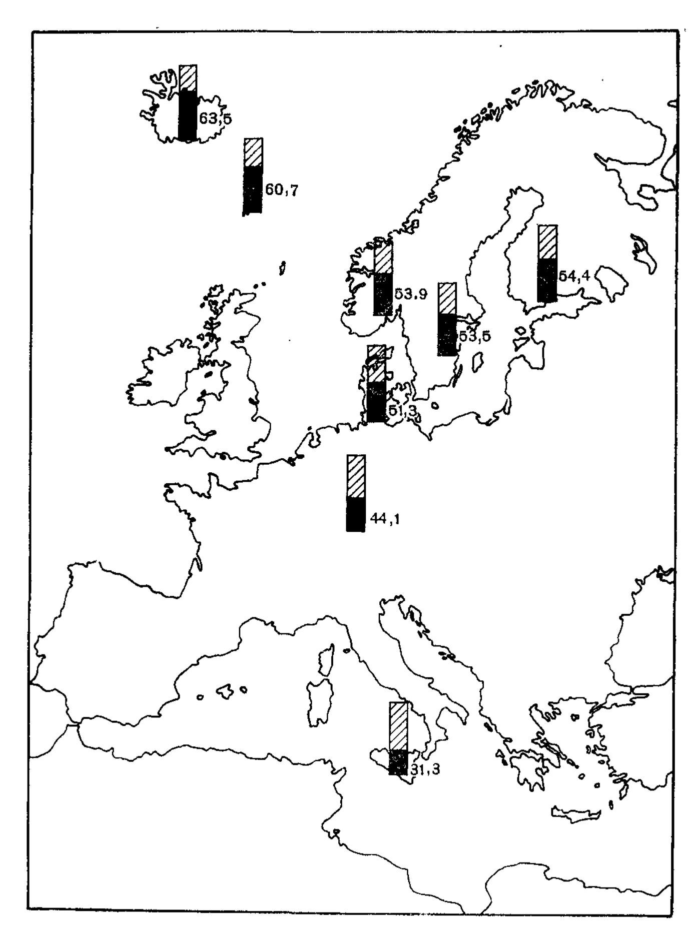


Рис. 65. Распространение полиплоидных видов цветковых растений (в % к общему числу видов) во флорах разных районов Западной Европы (оригинал составлен по данным Бреславец, 1963)

образовании, процесс формирования нового вида протекает относительно медленно. К сожалению, мы еще мало знаем о темпах видообразования в природе (подробнее эти вопросы освещаются в гл. XVI).

Столь же мало известно до сих пор и о видах in statu nascendi — «в процессе становления». Теоретически таких случаев в разных группах живых организмов должно быть довольно много, но, конечно, обнаружить их можно лишь в результате широко поставленных монографических, проводимых на большом материале исследований определенных групп близких видов при условии в то же время специальной концентрации внимания исследователя на возможности обнаружения таких случаев. Особенно трудно находить зарождающиеся виды при симпатрическом видообразовании, хотя и здесь намечаются группы организмов, на ко-

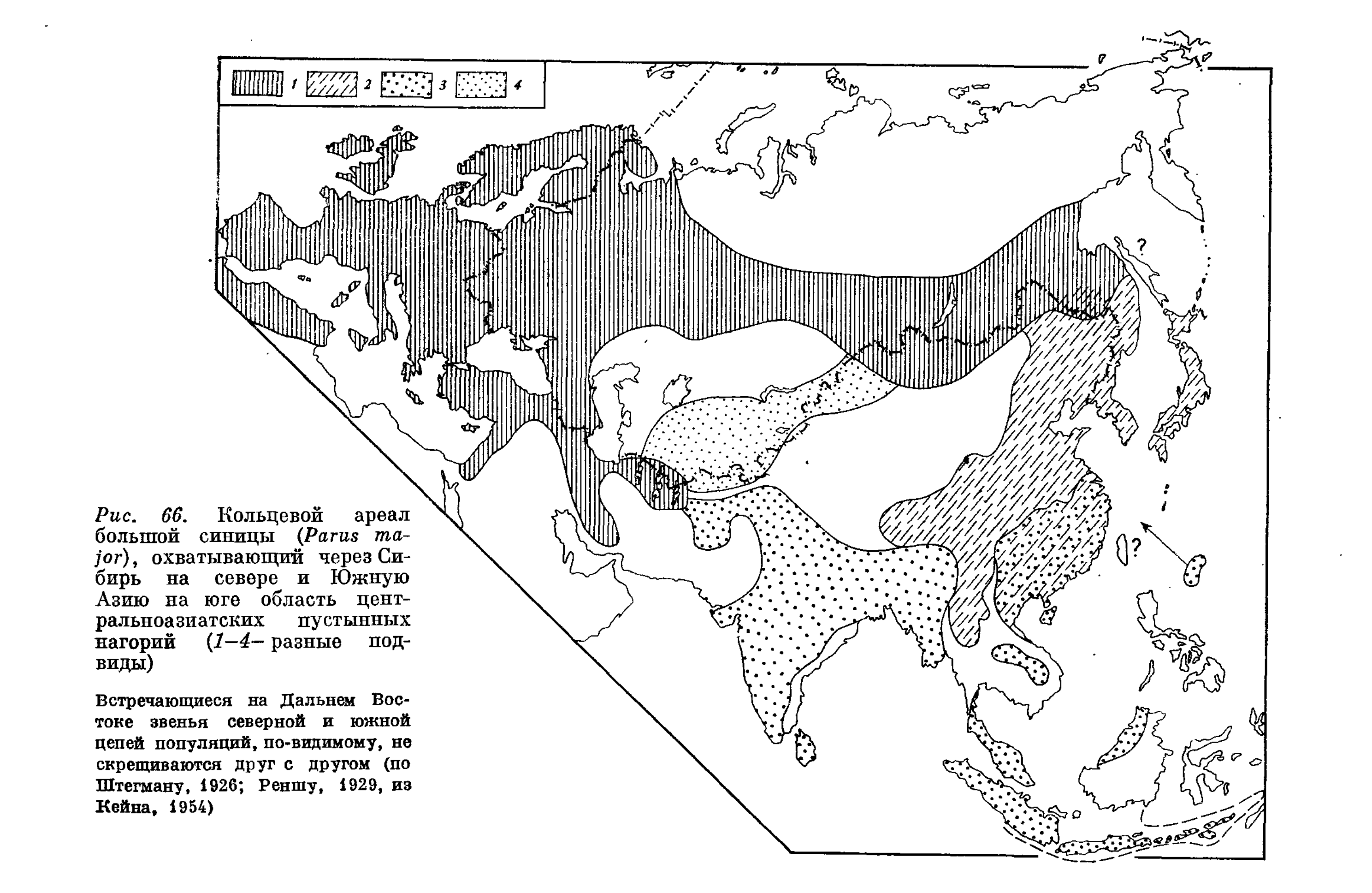


Рис. 66. Кольцевой ареал большой синицы (*Parus major*), охватывающий через Сибирь на севере и Южную Азию на юге область центральноазиатских пустынных нагорий (*1–4*– разные подвиды)

Встречающиеся на Дальнем Востоке звенья северной и южной цепей популяций, по-видимому, не скрещиваются друг с другом (по Штегману, 1926; Реншу, 1929, из Кейна, 1954)

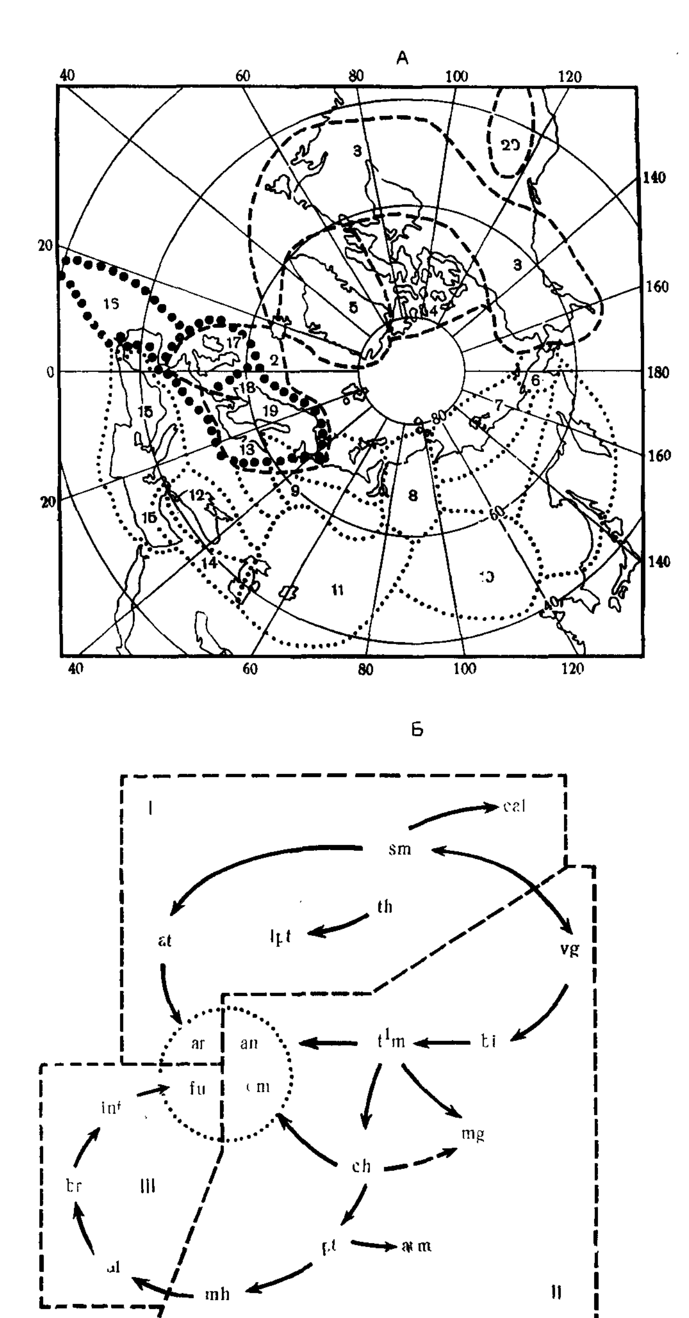
Таблица 4

Географическое распространение полиплоидных видов злаковых Gramineae
(по Соколовской, 1965)

Район	Процент		Число изученных видов
	диплоидов	полиплоидов	
Кавказ	45,1	54,8	35
Алтай	21,0	78,9	38
Памир	13,7	86,1	37
Арктика	13,5	86,4	37

торых этот вопрос мог бы с успехом разрабатываться: симпатрические группы полиплоидных видов растений и симпатрическое видообразование в некоторых группах видов рода *Drosophila*.

Несколько легче, ввиду большей «наглядности», обнаружение видов in statu nascendi при изучении географической изменчивости. Уже давно известен обнаруженный Б. К. Штегманом и неоднократно приводившийся в литературе (рис. 66) случай кольцевого ареала большой синицы (*Parus major*). Этот давно описанный случай требует нового детального переисследования, особенно в отношении родственных связей южной цепи форм и нескрещиваемости двух форм на Дальнем Востоке. Другой аналогичный пример описан для группы больших чаек Палеарктики (рис. 67). Оказалось, что большое количество подвидов, описанных в группах *Larus argentatus, L. cachinnans* и *L. fuscus*, образуют циркумполярное кольцо взаимосвязанных форм; встречающиеся крайние звенья цепей в Балтийско-Беломорском районе не скрещиваются в природных условиях; была высказана гипотеза относительно происхождения всего круга этих подвидов в связи с их ледниковой и послеледниковой историей (Штегман, 1938; Stresemann, Timofeev-Ressovsky, 1947; Тимофеев-Ресовский, Штреземан, 1959). Несомненно, что в целом ряде групп животных и растений можно найти аналогичные случаи, весьма интересные и требующие детального изучения. Так, например, следует иметь в виду, что современные кольцевые ареалы во многих случаях представляют собой вторичное явление. На рис. 68 приведен современный циркумполярный ареал копытных леммингов (Dicrostonyx). Однако в течение плейстоцена в периоды миндельского (=канзасского), рисского (=иллинойского) и вюрмского (=висконсинского) оледенений ареал копытных леммингов трижды оттеснялся к югу на территории Средней, Центральной и Восточной Европы, Среднего Приуралья, Западной Сибири, Алтая, Якутии и Северной Америки. Среднеплейстоценовые копытные



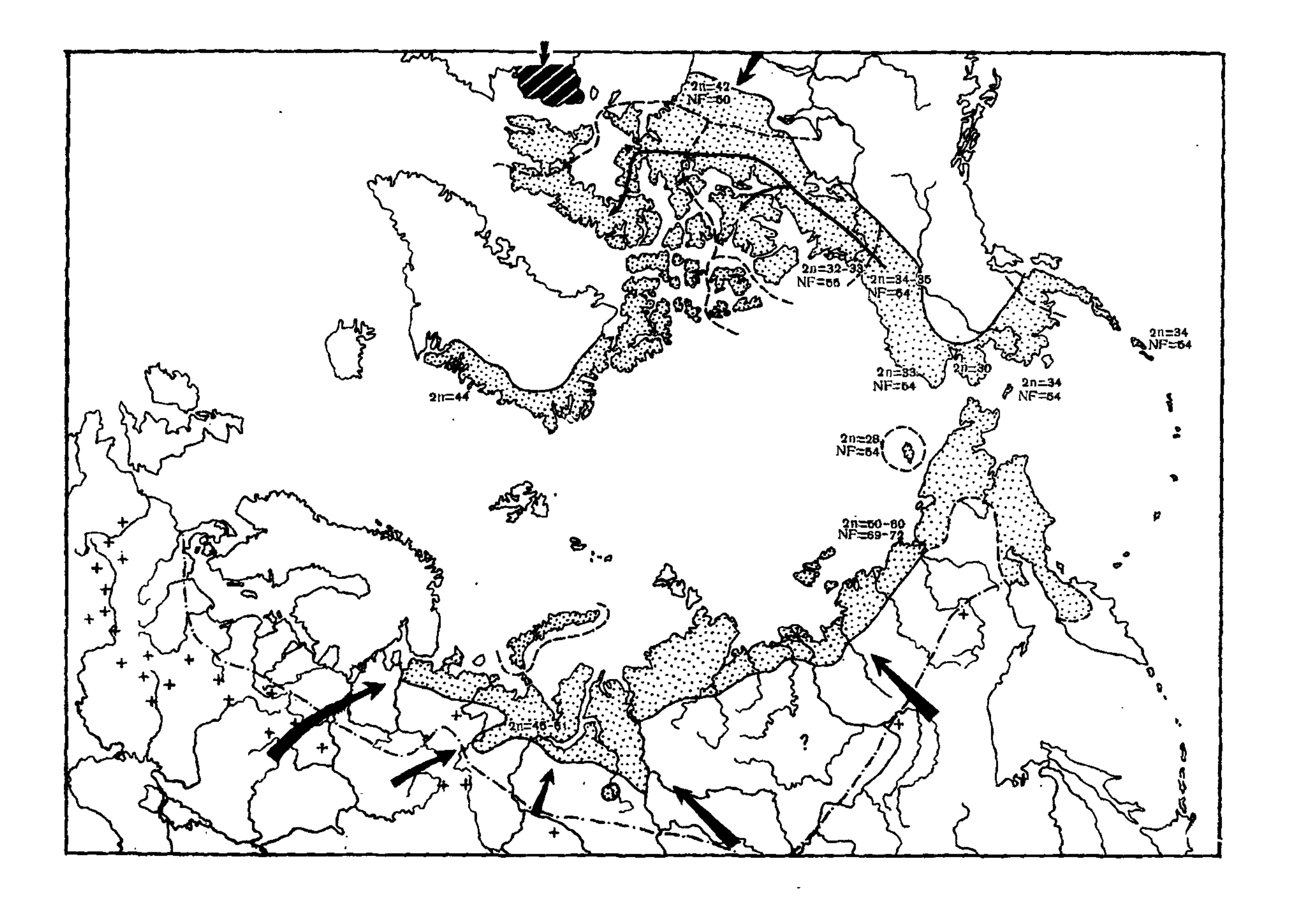
А
Б
sm
cal
th
at
vg
ar
an
fu
ti
mg
ch
br
III
II
mh
I

лемминги Евразии близки к современному гудсонову леммингу *D. hudsonicus* из подрода *Misothermus* (Агаджанян, 1972). Современный ареал американских копытных леммингов формировался как из рефугиума, расположенного к югу от висконсинского Канадского ледникового щита, так и из Аляскинского рефугиума (Macpherson, 1965). Вероятно, из разных рефугиумов сформировался современный ареал копытных леммингов и в Палеарктике. Кариологические исследования Р. и В. Раушей в Америке, Э. А. Гилевой и А. В. Козловского в СССР показали, что *D.* (*s. str.*) *torquatus* должен рассматриваться как надвид, распадающийся на ряд кариологически дифференцированных видов и видов in statu nascendi. Многократные миграции в течение плейстоцена, связанные как с наступлением и отступлением ледников, так и с периодическим появлением и исчезновением Берингийской суши, сыграли огромную роль в периодическом расчленении ареалов и в соответствующей генетической обособленности форм (обзоры см. Контримавичус, 1976; Воронцов, Ляпунова, 1976).

Другим типом видообразования на основе длительно изолированных географических подвидов является вторичная встреча изолированных во время ледниковых периодов в разных рефугиях форм одного и того же первоначального вида при расширении ими своих ареалов на север в послеледниковое время. В качестве примера можно указать на западного и восточного соловья (*Luscinia luscinia, L. megarhynchos*), в настоящее время являющихся семисимпатричными формами, однако в природных условиях не образующими гибридов. Сходна послеледниковая история снегирей (*Pyrrhula p. pirrhula, P. p. minor*), которые также, по-видимому, в послеледниковое время встретились вторично в Средней Европе (рис. 69), оказавшись, однако, биологически недостаточно изолированными и образовавшими поэтому в зоне скрещивания и перемешивания западной и восточной формы новый подвид (*P. p. germanica*). Примером, переходным между двумя упомянутыми выше, являются, может быть, серая и черная вороны в Европе (рис. 70): на границе их ареалов всегда образуются гибриды, но гибридная, или переходная, зона является чрезвычайно узкой, и число гибридов относительно невелико (Meise, 1928). Весьма интересны также взаимоотношения домового и полевого воробьев в Южной Европе и Северной Африке (Meise, 1936).

Рис. 67. Кольцевой ареал группы настоящих чаек

А — циркумполярное кольцо 20 подвидов серебристой чайки (*Larus argentatus*) клуши (*L. fuscus*) и хохотуньи (*L. cachinnans*). Встречающиеся в Западной Европе подвиды не смешиваются в природных условиях и ведут себя как хорошие виды. *Б* — схема возможных эволюционно-генетических отношений между подвидами: *1* — *argentatus*; *2* — *argenteus*; *3* — *smithsonianus*; *4* — *thageri*; *5* — *vegae*; *6* — *birulae*; *7* — *leuropterus*; *8* — *taimyrensis*; *9* — *antileus*; *10* — *mongolicus*; *11* — *cachinnans*; *12* — *ponticus*; *13* — *omissus*; *14* — *armenicus*; *15* — *michahelles*; *16* — *atlantis*; *17* — *brittanicus*; *18* — *intermedius*; *19* — *fuscus*; *20* — *californicus* (по Тимофееву-Ресовскому, Штреземану, 1959)



2n=42
NF=60
2n=32-33
NF=56
2n=34-35
NF=64
2n=34
NF=64
2n=33
NF=64
2n=30
2n=34
NF=64
2n=28
NF=64
2n=50-60
NF=69-72
2n=44
2n=46-61
?

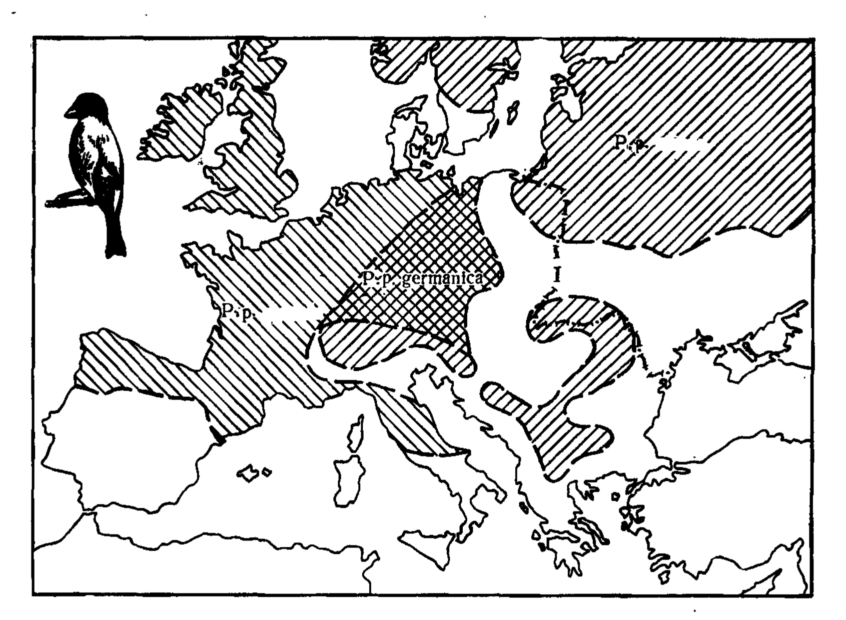


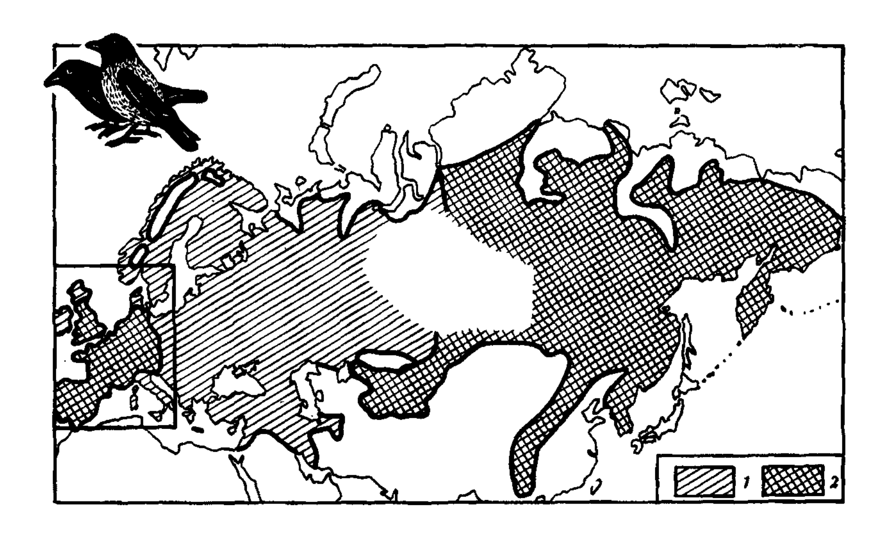
Рис. 69. Схема распространения трех подвидов снегиря (*Pirrhula pirrhula*) в Европе

В зоне трансгрессии восточного (*P. p. pirrhula*) и западного (*P. p. minor*) подвидов происходит образование нового подвида (*P. p. germanica*) (по Штреземану, 1919, из Тимофеева-Ресовского, 1938)

В. А. Заславским были изучены божьи коровки рода *Chilocorus* — *Ch. bipustulatus* и *Ch. geminus*. Крайне близкие экологически, на территории Ферганской долины они встречаются в некоторых местах совместно. Зоны контакта оказались весьма узкими, шириной 10—30 км. В зоне контакта идет естественная гибридизация. Подавляющее число гибридов F_1 оказывается вследствие нарушений мейоза стерильным. Отсутствие экологической и этологической изоляции ведет к беспрепятственной межвидовой гибридизации, а «репродуктивное самоуничтожение» — удачный термин, введенный В. А. Заславским (1967), поддерживает аллопат-

Рис. 68. Особенности циркумполярного современного распространения и кариологическая дифференциация копытных леммингов рода *Dicrostonyx*

Живущие на п-ове Лабрадор лемминги *D.* (*Misothermus hudsonicus*) представляют реликтовый вид, близкий к среднеплейстоценовым леммингам Голарктики. Пунктир — границы ареалов, описанных для надвида *D.* (*s. str.*) *torquatus* подвидов, большинство из которых оказалось кариологически дифференцированным. Стрелки — возможное направление расселения леммингов в поствисконсинское время (для Америки по Макферсону, 1965). Крестики — находки плейстоценовых форм леммингов к югу от границы современного ареала (не показаны находки в Пенсильвании и на Алтае); цифры — число пар хромосом, в скобках — число плеч (по Рауш, Рауш, 1972; Козловскому, 1974; Гилевой, 1973). Ориг. рис. Н. Н. Воронцова и Е. А. Ляпуновой



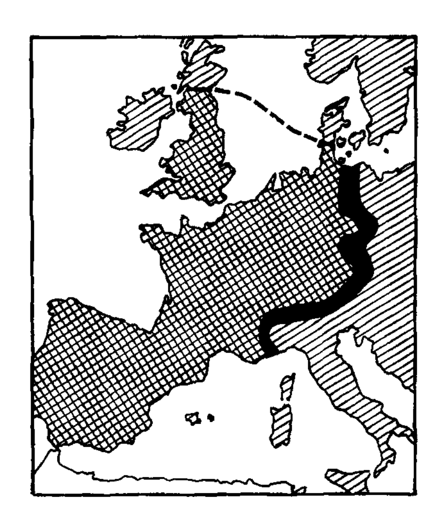


Рис. 70. Распространение двух близкородственных форм серой (*1*) *Corvus cornix* и черной (*2*) *C. corone* ворон без образования широкой гибридной зоны. Образующиеся гибриды хуже адаптированы, чем исходные формы. Однако, судя по различной ширине гибридной зоны в разных частях Европы, относительная жизнеспособность гибридов оказывается различной в разных участках зоны контакта (по Майзе, 1928, Майру, 1968, из Тимофеева-Ресовского и др., 1973)

рию близких видов и объясняет нам причины возникновения викариирующего типа ареалов этих видов при отсутствии каких бы то ни было физико-географических преград.

Все подобные случаи (а может быть, и ряд других принципиально сходных) позволяют, изучая виды in statu nascendi, прослеживать и описывать различные стадии видообразования.

2. Типология видов

При сравнении видов в разных, но примерно одинаково хорошо систематически обработанных больших группах бросается в глаза, что морфофизиологическое содержание вида может быть

очень различным. В некоторых случаях разные виды в пределах рода альтернативно и резко отличаются друг от друга по морфологическим, физиологическим или тем и другим признакам. В других случаях два или несколько близких политипных видов могут (будучи «хорошими» нескрещивающимися видами) давать в значительной мере параллельные исходные ряды географической изменчивости, территориально совпадающие (при этом часто явно адаптивные, как, например, в случае известных климатических закономерностей в зоогеографии) или территориально не совпадающие. Наконец, все более множатся случаи описания в некоторых группах организмов «видов-двойников» морфологически почти не различимых.

Теоретически нам совершенно ясна причина возможности появления столь большой разницы в морфофизиологическом содержании близких видов в разных группах организмов. Это связано с различными путями и формами возникновения биологической изоляции в дивергирующих группах. Если видообразование идет аллопатрически (как это, по-видимому, имеет место у многих групп организмов), т. е. через образование географических подвидов, то биологическая изоляция возникает вторично на основании территориальной изоляции географически и морфофизиологически уже достаточно хорошо дифференцированных форм (рис. 71). Если же по каким-либо причинам (в основном кариологическим или экологическим) в какой-либо группе организмов облегчено симпатрическое возникновение первоначально биологически в той или иной степени изолированных форм, то возможно образование, «видов-двойников», не достигающих заметной степени морфо-физиологической дифференцировки. В зависимости от дальнейшей исторической судьбы такие виды могут впоследствии приобрести более ясные внешние различия или же надолго остаться морфологическими «двойниками».

Таким образом, конкретные пути видообразования, аллопатрические или симпатрические (или, что то же самое, очередность возникновения различных форм территориальной или биологической изоляции на путях видообразования) в значительной мере определяют степень и формы морфофизиологического содержания возникающих видов и соответственно степень и форму морфофизиологических различий между близкими видами в данной группе.

С алло- и симпатрическим путями образования видов не следует смешивать хорологическое понятие аллопатрических, симпатрических или семисимпатрических видов, поскольку взаимное расположение видов ареалов в настоящее время не обязательно связано с механизмом их образования. Симпатрически возникшие виды могут, в силу условий их исторической судьбы, разойтись и превратиться в аллопатрические виды, а аллопатрические, возникшие из удаленных географических подвидов новые виды, могут вторично в той или иной степени перекрыть свои

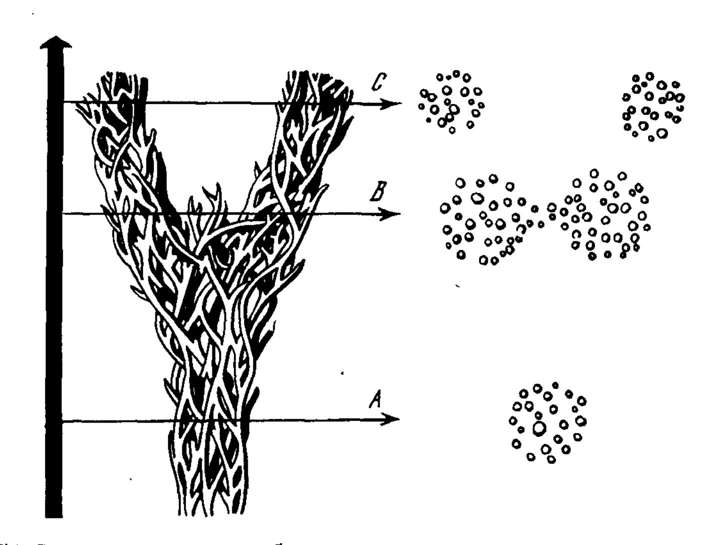


Рис. 71. Схема процесса видообразования

По оси ординат — время. Каждая веточка представляет собой популяцию или группу близкородственных популяций (по Добржанскому, 1937)

ареалы и превратиться в частично или почти симпатрические виды. Второй из этих путей (т. е. превращение аллопатрически возникших в симпатрические виды) является, по-видимому, наиболее частым. Образование близких аллопатрических видов (иногда даже почти аллопатрических «двойников») чаще всего, по-видимому, связано с вторичными дизъюнкциями ареалов в истории этих форм. Эти дизъюнкции могут определяться как геолого-климатическими, так и биоценотическими причинами и могут быть как прогрессирующими (типичные реликты), так и регрессирующими (вторичное расширение вызванных ледниковым периодом дизъюнкций первоначально сплошных ареалов).

Как уже упоминалось ранее, в случае близких аллопатрических форм с дизъюнктными ареалами строгое и точное определение видовой значимости этих форм затрудняется из-за невозможности определения скрещиваемости и перемешивания в природных условиях. Если сравнительное исследование указывает на вероятность прогрессирующей или на долгое время константной и территориально достаточно резко выраженной дизъюнкции ареалов (как, например, у дальневосточного и европейского вьюна или горчака, а тем более у дальневосточной и западносредиземноморской голубой сороки, см. рис. 36), то таким аллопатрическим формам целесообразно придать видовое значение.

К вопросу о различиях в морфофизиологическом содержании видов в разных группах организмов необходимо добавить еще следующее. Степень морфофизиологической близости между видами одного рода в разных родах или более крупных таксонах

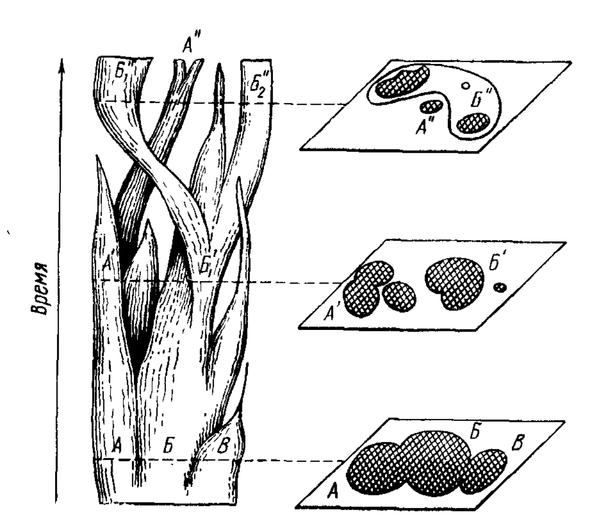


Рис. 72. Возможные варианты возникновения морфологических разрывов между близкими видами за счет действительного филетического расхождения (между стволами *А* и *Б*) и за счет вымирания промежуточных форм (между отдельными ветвями в группе стволов *Б*). Ориг. (схема)

может определяться и степенью их действительной филетической близости. Ведь нельзя забывать, что мы рассматриваем (в неонтологии) определенный (современный) временной уровень, как бы «срез» форм; при этом между наиболее близкими видами в пределах рода могут быть «пропуски» за счет вымерших «ближайших родственников», в других же случаях таких пропусков может и не быть (рис. 72). От этого, естественно, будет зависеть (помимо ранее указанных причин) степень морфофизиологического сходства или различия между видами одного и того же рода.

Кроме того, в разных филумах морфофизиологическое содержание видов может быть различным в зависимости от упоминавшейся уже ранее различной «легкости» и скорости протекания процессов видообразования. По-видимому, существуют группы, у которых накопление серьезных мутационных различий затрудняет гибридизацию, а в других группах существенные генетические различия еще не затрагивают жизнеспособности и плодовитости гибридов. У растений (при возникновении, например, тетраплоидов) возникает абсолютный видовой барьер, а генотип, по существу, остается еще неизмененным. Чисто морфофизиологическое содержание видов в разных группах также, несомненно, будет различным. В этой области проведено еще не достаточно точных количественных исследований и, несомненно, здесь предстоят интересные находки.

На основании всего сказанного выше можно предположить следующую многоплановую схему типологии видов: в плане хо-

рологическом (или «ареалологическом»), морфологическом, биологическом (в широком смысле), биохимическом и, наконец, в плане генетико-кариологическом.

При сравнительно-«ареалологическом» (хорологическом) рассмотрении группы близких видов (скажем, в пределах рода) можно, с одной стороны, рассматривать сравниваемые виды с точки зрения аллопатричности, или той или иной степени симпатричности их ареалов. Поскольку при этом (как уже ранее указывалось) симпатричность и аллопатричность могут быть как первичными, так и вторичными, то, привлекая степень морфофизиологической близости сравниваемых видов, можно в ряде случаев установить, определяется ли симпатричность и аллопатричность тем или иным путем образования соответствующих видов или же их исторической судьбой. С другой стороны, сравнительное изучение формы и географического расположения ареалов близких видов может, как это особенно ясно было показано Б. К. Штегманом (1938) на птицах Палеарктики, уточнить историю вида, показав его принадлежность к тому или иному фаунистическому или флористическому типу. Следовательно, при сравнительно-хорологическом анализе близкие виды могут быть разбиты на две группы: по происхождению (типу видообразования) и по истории расселения (определяемой взаимоотношениями с биотической и абиотической средой).

При сравнительно-морфологическом анализе таких же близких видов можно различать два крайних случая: чрезвычайную морфологическую близость (вплоть до «неотличимости» при помощи обычных морфологических методов) и хорошую морфологическую дифференцировку между близкими видами. В первом случае мы будем иметь дело с типичными «видами-двойниками». При привлечении хорологических критериев, с одной стороны, и общебиологических — с другой, можно, так же как и при сравнительно-хорологическом анализе, характеризовать ту или иную степень морфологического сходства или несходства близких видов либо типом их возникновения (симпатрическое или аллопатрическое видообразование), либо историей их расселения и взаимоотношений с факторами среды. При этом в результате комплексного сравнительного анализа степень морфофизиологической дивергенции видов может быть расшифрована и вымиранием определенных звеньев в филогенетическом стволе рода. В случае морфофизиологически очень близких видов, может быть, следует терминологически различать «виды-близнецы» и «виды-двойники». Сходство первых объясняется непосредственно их типом возникновения, в то время как сходство вторых связано с историей их расселения и основными векторами отбора, действовавшими в направлении конвергенции между этими видами.

При общебиологическом сравнении близких видов с привлечением других критериев исследования могут быть намечены опять-таки те же два основных направления: объяснение сходств и

различий непосредственно типами видообразования или историей расселения и взаимоотношениями с биотической и абиотической средой. При этом методе сравнения особое значение приобретает точное и полное изучение и определение экологических ниш каждого из видов и места, занимаемого каждым видом в адаптивной зоне. К этому плану исследования можно отнести все хорошие работы в области так называемой «полевой экологии». Следует, однако, заметить, что в последнее время наблюдается известное увлечение часто достаточно громоздкими и связанными с применением разнообразной «современной» аппаратуры, но, по существу, безыдейными и бессодержательными «экологическими исследованиями»; общая конечная информация, получаемая в результате их проведения, практически не выходит за пределы известного из «Жизни животных», по А. Э. Брэму. Содержательная же и разумная «экология» сводится, вероятно, в основном к популяционной морфофизиологии и динамике.

За последние десятилетия наметилась обширная область изучения сравнительной биохимии близких видов с помощью различных методов. Можно изучать близкие виды с точки зрения сходства или различия в структурах разных биологических активных макромолекул — белков, ферментов, липопротеидов, нуклеопротеидов и др. При этом можно проводить исследования иммунологическими методами, физиологическими, физико-химическими и т. д. В качестве примеров можно привести приводимые на филогенетической основе исследования растений (Благовещенский, Иванов и др.), гемоглобинов (Ingram и др.), пигментов, иммунно-химических свойств и реакций у растений и животных, нуклеиновых кислот (Белозерский и др.; обзоры смотри Голдовский, 1973; Ayala et al., 1976). Используя хорологические, морфофизиологические и общебиологические критерии, следует также классифицировать степень и характер находимых отличий между близкими видами с тех же двух точек зрения: типа возникновения и истории расселения и дальнейшей судьбы сравниваемых видов.

Наконец, сравнительное изучение групп близких видов может проводиться с генетико-кариологической точки зрения. Уже неоднократно подчеркивалось, что любые видовые отличия являются в конечном счете генетическими; в данном случае речь идет в основном о генетических и, в частности, кариотипических (установимых либо методом скрещиваний, либо цитологически) отличиях, определяющих основной видовой признак — интерстерильность. Уже в настоящее время как у многих растений, так и в некоторых группах животных можно находить кариотипические различия, определяющие интерстерильность видов; на основе комплекса известных генетических данных (большинство которых обсуждалось в предыдущих главах) расшифровывать степень их «первичности» или «вторичности», т. е. опять же связывать эти различия в основном либо с типом возникновения, либо с

историей видов (Stebbins, 1950; Matthey, 1969; Воронцов, 1960а; и др.).

Таким образом, мы видели, что содержание понятия «вид» может в разных случаях и разных группах организмов быть очень различным, отражая как тип возникновений, так и историю и дальнейшую судьбу соответствующих видов. На связь с происхождением и историей видов должны в конечном счете быть направлены и сравнительно-типологические исследования близких видов, проводимые различными методами и с точки зрения различных критериев.

3. О виде у агамных форм

В строгой форме понятие «вид» связано с половым размножением организмов. Поэтому понятие «вид» (в строгой форме) неприменимо к агамным, облигатно лишь вегетативно размножающимся, партеногенетическим и облигатно самооплодотворяющимся формам. У этих организмов мы имеем параллельные и независимые цепи клонов или чистых линий; при их объединении в систематические категории отпадает критерий скрещиваемости. Правда, мы определили вид так же, как систему генотипов, занимающих определенное место в биогеоценозах и обладающих поэтому общей эволюционной судьбой (зависящей от сходства условий естественного отбора); в этом направлении может быть возможно применение и для агамных форм понятия, аналогичного и эквивалентного понятию «вид». Например, у облигатно агамных форм можно считать таксоном, в известной мере эквивалентным виду у половых, перекрестно оплодотворяющихся форм, систему близких биотипов (понимая под «биотипом» группу фенотипически очень сходных особей, обладающих близкородственными генотипами и занимающих общий микроареал, населяющих определенное пространство, равноценное ареалу вида, и связанных общностью своей эволюционной судьбы). Однако следует помнить о том, что для половых и агамных форм нельзя создать единого, учитывающего наиболее существенные стороны вопроса, строгого определения понятия «вид», так как скрещивание и связанная с ним перекомбинация генов являются одной из существенных основ эволюционного процесса, а прекращение скрещивания и перемешивания представляет собой один из важнейших этапов в этом процессе.

Объективные трудности в определении вида у агамных в широком смысле форм не должны нас смущать при общем эволюционном анализе проблемы вида: вегетативное размножение, партеногенез и самооплодотворение, по-видимому, никогда не являются абсолютно облигатными и представляют собой всегда вторичное явление у специализированных в этом направлении групп. В этих случаях подлежит еще подробному исследованию вопрос о степени облигатности этих форм размножения у соот-

ветствующих групп живых организмов, а также характер и степень их влияния на механизмы микроэволюционных процессов (пока таких исследований очень мало). Еще сложнее вопрос у таких современных микроорганизмов, как Cyanophita и некоторых бактерий, хотя и для них первичность и абсолютную облигатность агамии еще нельзя считать окончательно доказанными.

Во всяком случае, с точек зрения как теоретико-эволюционной, так и систематико-филогенетической, более важным в настоящее время является строгое определение понятия вида у половых форм и по возможности единообразное применение его во всей системе половых организмов. С другой стороны, конечно, нельзя отрицать того, что под влиянием более или менее единообразных условий естественного отбора до известной степени аналогичные таксоны могут сформироваться как у половых форм (в результате репродуктивной конкуренции генотипов), так и у агамных в широком смысле (в результате репродуктивной конкуренции разных клонов и чистых линий). Но попытки отождествления подвидов, видов и родов у агамных организмов с такими же систематическими категориями у половых форм неизбежно останутся условными.

Таким образом, для всех половых организмов в неонтологической систематике целесообразно придерживаться единого, сформулированного выше определения понятия «вид», а в таксономической практике стремиться к его наиболее полному, совершенному и единообразному использованию во всех группах организмов, применяя при анализе низших таксонов все доступные систематические, морфофизиологические, биогеографические и биологические критерии. В таксономии агамных форм однозначно определимы при помощи морфофизиологических, экологических и хорологических критериев лишь низшие таксоны, эквивалентные подвидам половых организмов; объединение этих форм в виды, роды и другие категории уже не эквивалентно одноименным систематическим категориям у половых форм.

В заключение еще раз подчеркнем, что как агамия, так и особенно различные формы партеногенеза и апомиксиса, а также преимущественного самооплодотворения, в некоторых группах организмов, весьма вероятно, являются специальными эволюционными приспособлениями, возникшими из нормальных половых форм и в эволюционном плане и масштабах имеющими временное значение. Все это безотносительно к тому, что, по нашему мнению, вряд ли и в настоящее время существуют абсолютно и облигатно партеногенетические и апомиктические виды, у которых никогда не происходит полового процесса в той или иной форме. Интересным явилось бы установление возникновения партеногенеза и апомиксиса или вегетативного размножения у тех или иных форм в связи с эволюционной историей соответствующих филумов.

4. О виде в палеонтологии

Принципиальные затруднения возникают при попытках строгого сопоставления понятия «вид» в неонтологии и палеонтологии. В неонтологии мы имеем дело с современной проекцией эволюционно изменяющихся во времени форм; динамика видов проявляется лишь в морфофизиологической неравноценности их содержания и в наличии известного числа переходных форм. Иначе говоря, в неонтологии мы разграничиваем виды в пространстве, используя ряд критериев, входящих в определение понятия «вид».

В палентологии мы в идеальном случае имеем дело с распределением разных форм не только в пространстве (в разных синхронных отложениях), но и во времени (в ряде последующих напластований). Благодаря этому критерий эффективного скрещивания и перемешивания, а следовательно, непосредственного («кровного») родства теряет в палеонтологии всякий смысл. В палеонтологическом пространстве он неустановим, а во времени (в идеальном случае) тривиален. На это в последнее время неоднократно обращали внимание как палеонтологи (например, О. Шиндевольф), так и систематики-неонтологи (например, А. Кэйн и Э. Майр).

До тех пор, пока и в неонтологии систематики пользовались в основном лишь морфологическими критериями при установлении таксонов, а в палеонтологии детальное описание форм на больших сериях особей из синхронных и последовательных отложений было редким исключением, вопрос о согласовании систематических категорий, естественно, не представлялся особенно острым. В связи же с развитием современной теоретической систематики, а также формулировкой современных представлений о механизмах микроэволюции и микрофизиологенеза он приобретает принципиальное значение.

В палеонтологии разграничение таксонов в пространстве возможно (как и у старых систематиков-неонтологов) при использовании лишь морфологических и отчасти «реконструктивно-биологических» критериев. Проведение же таксономических границ во времени чрезвычайно затруднительно и условно. Здесь опять-таки можно использовать лишь морфологический критерий с расположением границ таксонов в местах появлений во временных последовательных сериях более заметных морфологических изменений или (там, где это возможно и имеет место) в точках филогенетического расхождения двух или нескольких таксономических форм от одной сходной. Во всяком случае, понятие «вид» в неонтологии половых форм неприменимо в строгой форме в палентологии, так же как оно неприменимо по отношению к агамным формам. Поэтому В. Г. Гептнер (1958) предложил новый термин для обозначения эквивалентного виду временно́го отрезка палентологического филума понятие «фратрия».

В палентологии категория «вид» должна, по-видимому, в идельном случае соответствовать фратрии, выделенной морфологически в пространстве формы. Низшие систематические категории в палеонтологии, так же как и у агамных форм, могут быть лишь примерно эквиваленты, но не строго гомологичны (в смысле теоретической систематики) таковым в неонтологии половых организмов.

* * *

В настоящей главе был охарактеризован вид как важнейший этап эволюционного процесса. Все изложенные выше соображения могут быть подытожены следующим образом. В понятие «вид» у половых, перекрестно-оплодотворяющихся организмов в качестве важнейшего критерия входит скрещиваемость между особями внутри вида и интерстерильность по отношению к особям других видов. Основными путями видообразования являются аллопатрический и симпатрический, причем существует возможность смешанного типа видообразования. В пределах разных родов или групп близких видов морфофизиологическое содержание видов может быть весьма различным, завися как от путей его возникновения, так и от истории и эволюционной судьбы соответствующей группы видов. В природе неизбежна встреча случаев видов in statu nascendi, и важность исследования этих случаев для современного эволюционного учения не может быть переоценена. Сложным оказывается вопрос о взаимоотношениях между понятием «вид», с одной стороны, у форм с разными типами размножения, а с другой стороны, между понятием «вид» в неонтологии и палеонтологии.

Следует еще раз кратко подчеркнуть уже упоминавшиеся практические трудности в работе систематиков, связанные с корректным употреблением понятия «вид». Эти трудности обусловлены тем, что систематикам в основном приходится работать на почти всегда недостаточном музейном материале. Это крайне затрудняет полное использование двух основных практически широко применимых критериев вычленения видов и их таксономического отграничения от подвидовых таксонов: морфологического и биогеографического.

В связи с только что сказанным необходимо кратко остановиться на весьма актуальном вопросе о положении систематики в общем комплексе биологических дисциплин. Это положение следует признать неудовлетворительным в основном по следующим причинам. Прежде всего, по-видимому, по вине самих систематиков, образовался с начала нашего столетия почти непреодолимый барьер и разрыв между систематикой и полевой биологией, с одной стороны, и разнообразными бурно развивающимися отраслями современной, преимущественно экспериментальной биологии, в частности, генетикой и современными теоретико-матема-

тическими и микроэволюционными направлениями в эволюционном учении — с другой. В результате подчас огромная работа, проводимая «музейными» систематиками и полевыми биологами, оказывается малопригодной, а подчас и совсем не нужной для развития наиболее актуальных проблем современной биологии. Следствием того же «барьера» является широко распространенное в настоящее время пренебрежение к систематике; многие биологи, работающие в различных быстро развивающихся и процветающих областях современной биологии, не понимают значения систематики и основанных на ней флористики и фаунистики для действительно рационального развития большинства теоретических, и особенно практических, отраслей современной биологии. Это недопустимо, так как каждый экспериментальный биолог в самом широком смысле этого понятия должен точно знать, с чем он экспериментирует, для решения почти всех практических задач, стоящих перед современной биологией, нужна точная инвентаризация и полное знание окружающих нас видов живых организмов. Первое необходимо для выбора действительно оптимальных для решения определенных задач объектов, а также в связи с тем, что даже близкие виды могут резко различаться по изучаемым в каждом конкретном случае реакциям и свойствам; второе же почти очевидно, так как нельзя проводить большие практические мероприятия (а возможности современного человека в его воздействии на природу весьма велики) в живой природе в тех или иных регионах биосферы Земли, не зная ее.

Для устранения упомянутого выше «барьера» в современной биологии необходимо установление рабочих связей между биологами различных специальностей, а также достаточно интенсивное развитие современного эволюционного учения и связанной с ним теоретической систематики. На этих вопросах мы еще остановимся в заключительной главе книги.

Часть III
СОВРЕМЕННАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ОСНОВНЫХ МАКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ЯВЛЕНИЙ

Совершенно ясно, что в настоящей книге невозможно достаточно полно сформулировать и описать все макроэволюционные феномены, вскрытые палеонтологами, сравнительными анатомами, биогеографами и другими исследователями, это и не является задачей работы. В этой части рассматриваются лишь некоторые из основных закономерностей эволюции в свете тех микроэволюционных концепций, которые были изложены в предыдущей части. Вместе с тем, помимо рассмотрения основных явлений макроэволюции в свете микроэволюционных подходов в этой части, принципиальный интерес представляют рассмотрение вопроса о соотношении микро- и макрофилогенеза (и соответственно микро- и макроэволюции), освещение проблемы адаптации и разных уровней среды, наконец, всей проблемы онтогенетических и филогенетических дифференцировок, посредством, которых и осуществляется эволюционный процесс в известных нам на Земле формах.

Кроме того, в конце этой части мы кратко останавливаемся на проблемах темпов и форм эволюционного процесса, а также на проблеме эволюции биосферы и взаимоотношений человечества с биосферой.

Глава восьмая
МИКРО- И МАКРОФИЛОГЕНЕЗ

Пути и механизмы микроэволюционных процессов, приводящих к видообразованию, могут у целого ряда «удобных» для этого форм быть с большой точностью изучены путем комплексного применения различных описательных (таксономических, морфофизиологических, биогеографических и популяционных) и

экспериментальных (экологофизиологических и цитогенетических) методов. Сравнительный цитогенетический метод в ряде случаев позволяет совершенно точно установить и филогенетические отношения (порядок возникновения и степень генетического родства) между внутривидовыми формами и близкими видами. Классическими примерами, которые упоминались и выше, являются генетико-филогенетические работы на ряде видов дрозофил, в которых точный цитогенетический анализ первичных и вторичных хромосомных аберраций (главным образом простых и сложных инверсий) позволяет однозначно установить филогенетические взаимоотношения между разными популяциями, подвидами и даже близкими видами (исследования Стёртеванта, Добржанского и др.). Необходимо подчеркнуть, что все достаточно хорошо изученные конкретные случаи подтверждают правильность микроэволюционных схем, построенных на известных нам из экспериментальной генетики фактах и закономерностях. Это позволяет применять микроэволюционные схемы для анализа и объяснения случаев, в которых исследование конкретного материала по тем или иным причинам не может считаться исчерпывающим. Таким образом, современные представления о механизмах микроэволюции делают вполне возможным переход микрофилогенетических работ на теоретически обоснованный, точный и строгий уровень.

Однако из того, что мы знаем пусковые механизмы микроэволюционного процесса, еще не следует с неизбежностью, что нам известны и аналогичные механизмы в макрофилогенезе — эволюции на уровне выше видового. В настоящей главе нам предстоит кратко рассмотреть, имеется ли в живой природе непосредственная связь между хорошо нам известным в деталях процессом микроэволюции (и соответственно микрофилогенеза) и процессом макроэволюции (и макрофилогенеза). Этот вопрос оказывается ненадуманным, так как, во-первых, существуют взгляды о принципиальном характере различий между внутривидовой изменчивостью (между отдельными популяциями) и различиями между более крупными таксонами, и, во-вторых, соответственно, о принципиальном различии между микрофилогенетическим процессом, определяющим появление новых популяций и видов, и макрофилогенетическим процессом, действующим на высших уровнях. Для того чтобы ответить на эти вопросы, необходимо прежде всего рассмотреть ту грань, которая отделяет микроэволюционный процесс от процесса макроэволюционного.

1. Характер границы между микро- и макрофилогенезом

Гранью между макро- и макроэволюцией является этап формирования видов, видообразование. Все механизмы, ведущие к видообразованию (см. гл. IX—X), в основном сводятся к появлению полной биологической изоляции между вновь возникающими формами, что в свою очередь ведет к прекращению нивелировки достигаемых различий. Постоянно протекающие элементарные эволюционные процессы внутри каждого вида идут теми же путями дальше и после возникновения нового вида; нарушаются лишь взаимно нивелирующие (путем скрещивания) непосредственные взаимодействия и перемешивания между соседними видовыми системами форм. Единство и непрерывность эволюционного процесса при этом не нарушаются: все те же знакомые нам элементарные микроэволюционные процессы протекают внутри каждого новообразованного вида не только до видообразования, не только в момент видообразования, но и после видообразования.

Итак, при видообразовании микроэволюционный процесс не нарушается и не прерывается. Однако на фоне непрерывно текущего микроэволюционного процесса при видообразовании происходят макроэволюционно значимые события: новые формы могут вступать в своеобразные отношения межвидовой конкуренции, и эти отношения в дальнейшем могут качественно изменять процессы филогенетической дифференцировки (замедляя, ускоряя, направляя их по иному пути и т. д.). Одним из таких наиболее общих макроэволюционных событий может рассматриваться возникновение сложной системы форм родственных организмов, полностью биологически изолированных и образующих иерархическую систему таксонов.

2. Возникновение иерархической системы таксонов

Видообразование и связанное с ним прекращение нивелировок путем скрещиваний вносит повышенную, сравнительно с подвидовой и межпопуляционной, четкость и разграничение видовых и надвидовых таксонов. Эта четкость систематического разграничения переходит в сложную иерархическую, филогенетическую системы, главным образом благодаря трем эволюционно-историческим явлениям. Во-первых, из-за различий историко-географической судьбы соответствующих территорий, разных биогеоценотических отношений и возникающих в процессе эволюции адаптаций различные виды и группы видов в очень разной степени дифференцируются (могут образоваться как бедные формами, предельно монотипические группы, так и группы, в равной степени политипические). Во-вторых, под влиянием разных давлений и направлений эволюционных факторов при различных биогеоцено-

тических условиях темпы филогенетической и онтогенетической дифференцировок во времени могут заметно различаться. Это ведет к тому, что в различные периоды могут появляться как быстро дифференцирующиеся, биологически прогрессивные формы, так и сохранять архаические, слабо дифференцированные группы видов. Впрочем, несмотря на возможность таких различий в темпах дифференцировок в самом общем виде, степень дифференцировки и дивергенции все же пропорциональна времени, и более старые «узлы дивергенции» соответствуют разделению более высоких систематических категорий. Это обстоятельство вносит ясный иерархический принцип в систему организмов (показывая в то же время объективную трудность сравнения «высоты» разных таксонов в разных группах организмов). Наконец, в-третьих, сложность филогенетической иерархической системы (и трудности филогенетического анализа) усугубляется отсутствием большого числа «связующих звеньев». Это в свою очередь связано с разными причинами, среди которых можно назвать следующие: разновременное появление и исчезновение различных видов, разная продолжительность существования видов, относительно малая численность многих исходных неспециализированных форм. Из этого видно, что скорость макрофилогенеза в разных группах видов должна рассматриваться в качестве одной из главных (если не самой главной) причин возникновения сложности в иерархической филогенетической системе органического мира.

Конечно, в сложной, многогранной, богатой разветвлениями и существующей несколько миллиардов лет на Земле филогенетической системе организмов трудно ожидать простых и абсолютных корреляций с абсолютной достоверностью указывавших бы место каждого таксона в общей системе органической природы, но объективно наблюдающееся углубление наших знаний в изучении живой природы все более и более точно позволяет определять это место не только для тех стволов общего древа жизни, палеонтологическое изучение которых достаточно эффективно, но и (при помощи биохимических, генетических и других современных методов) принципиально для всех групп видов.

3. Микро- и макрофилогенез как две стороны единого процесса эволюции

Было бы неправильно считать, что в проблеме соотношения микро- и макрофилогенеза нам уже все известно. В этой области ощущается настоятельная необходимость развертывания дальнейших специальных работ по монографическому изучению крупных групп животных и растений (с генетических, морфо-физиологических, биохимических, палеонтологических и других позиций) с целью анализа тех типов изменчивости и тех механизмов, которые лежат в основе реально осуществленного в эволюции этих групп микро- и макрофилогенеза. Однако уже сейчас можно ска-

зать, что приводившиеся иногда аргументы в пользу существования принципиальных различий между микро- и макрофилогенезом основаны либо на недоразумении, либо на экспериментально не доказанных и не открытых в природе предпосылках. Кроме того, эти точки зрения исходят из недостаточного анализа взаимоотношений микро- и макрофилогенеза, упуская прежде всего *фактор времени*, который необходимо учитывать не в последнюю очередь при «проекции» микрофилогенеза на макрофилогенез. Такой логический (достаточно критический и строгий) анализ имеющегося в нашем распоряжении конкретного биологического материала показывает, что в сущности нет оснований для поисков принципиально отличных, специфических механизмов макрофилогенеза и признания необходимости существования какого-то хиатуса между микро- и макрофилогенетическими процессами.

Говоря об отсутствии разрыва между процессами микро- и макрофилогенеза, мы подчеркиваем, что и тот и другой процесс являются лишь разными сторонами единого эволюционного процесса в природе, основанного на известных нам пусковых механизмах на уровне микроэволюции. В то же время сводимость макрофилогенеза к микрофилогенезу не означает, что на макроуровне мы не можем встретить какие-то иные, специфические особенности. Такие особенности есть, и они в конечном счете, естественно, определяются закономерностями микрофилогенеза.

Говоря о соотношении между микро- и макрофилогенезом, важно учитывать, что из подчиненности процесса макрофилогенеза закономерностям, действующим на микрофилогенетическом уровне, отнюдь еще не следует, что весь комплекс и спектр внутривидовой изменчивости каждого вида непременно должны переходить в межвидовую изменчивость, или что все низшие таксоны обязательно с течением времени станут таксонами более высокого ранга. Но в том и другом случае решающей окажется сложная констелляция элементарных эволюционных факторов и в первую очередь основного направляющего фактора, которым является естественный отбор. Выше мы упомянули, что процесс группового отбора сводится в конце концов к процессу индивидуального отбора. И в более общем виде — весь процесс макрофилогенеза осуществляется только посредством элементарных микроэволюционных процессов на микрофилогенетическом уровне.

Поскольку каких-либо принципиальных различий в протекании микро- и макроэволюции или нарушении единства и непрерывности всего процесса эволюции организмов на Земле не наблюдается, нет оснований проводить принципиальную грань между процессами микро- и макрофилогенеза: тот и другой являются этапами единого процесса эволюции. Этот вывод позволяет применять все достижения современного учения о микроэволюции

при теоретическом анализе и для причинного обоснования любых филогенетических схем и построений; в то же время такой подход предостерегает от естественноисторически необоснованной эволюционной теоретизации, исходящей из якобы непонятных или необъяснимых макроэволюционных явлений и филогенетических соотношений. Р. Гольдшмидт (1940) и некоторые другие исследователи, утверждая принципиальное различие между микро- и макроэволюционным процессами, приходят к своего рода эволюционному дуализму. При этом о механизмах оторванного от микроэволюции (в анализе которой самому Гольдшмидту принадлежат большие достижения) макроэволюционного процесса ничего, кроме чисто спекулятивных рассуждений, не известно. Последовательное применение такой спекулятивно-дуалистической точки зрения неизбежно приводит к внутренним противоречиям, а главное, лишает всю область макроэволюции и макрофилогенеза реального и поддающегося точному изучению базиса.

* * *

Итак, между микро- и макрофилогенезом мы не можем провести принципиальной границы: процесс микроэволюции, определяемый описанными выше пусковыми механизмами, вызывает дивергенцию форм вплоть до момента образования нового вида и продолжается без какого-либо перерыва внутри вновь возникших форм. Существенным здесь является то, что эти новые формы, лишенные возможности обмениваться генетическим материалом и нивелировать возникшие различия скрещиванием, могут вступать в новые отношения межвидовой конкуренции, которые способны заметно изменять давление и направление действия элементарных эволюционных факторов, вызывая изменение направления и интенсивности процессов как онтогенетических, так и филогенетических дифференцировок. Отсутствие принципиальных различий в протекании микро- и макроэволюционного процессов дает возможность рассматривать их как две стороны единого эволюционного процесса, применять для анализа этого процесса в целом современные достаточно точные и строгие понятия, разработанные в теории микроэволюции.

Совершенно естественно и неизбежно принимать достаточно уже хорошо нам знакомые, поддающиеся экспериментальному и количественному анализу микроэволюционные явления непрерывно и всегда протекающими у всех живых форм за все время их существования. В этом смысле никакого различия и хиатуса между микро- и макроэволюцией не может быть. Однако можно на уровне более высоких, чем вид, таксонов оценивать преимущественное значение тех или иных микроэволюционных явлений и процессов в определении характера возникающих макроэволюционных различий. Несомненно, что элементарные эволюционные

явления, возникающие при дифференцировке популяций по смесям генотипов, отличающихся лишь разными комбинациями аллелей, имеют иную «эволюционную потенцию», чем такие же в принципе микроэволюционные, первично внутривидовые, возникновения структурных различий в самом геноме. Видообразование, связанное с перестройками хромосом, анеуплоидией и полиплоидией, допускает, естественно, возникновение более существенных различий в дальнейших эволюционных судьбах дивергирующих видов. В этом смысле, и только в этом, можно говорить об особом эволюционном значении «эволюции генотипов», возникающих, однако, в результате действия все тех же микроэволюционных пусковых механизмов (Берг, Тимофеев-Ресовский, 1961).

Глава девятая

СРЕДА И АДАПТАЦИЯ

В настоящей главе мы рассмотрим общие черты эволюционных адаптаций как одной из наиболее характерных черт эволюции живого. Адаптации по самому смыслу этого слова всегда являются приспособлениями к «чему-то». Это «что-то» в широком смысле слова является средой обитания организмов. Поэтому мы сначала более подробно рассмотрим элементы среды протекания эволюционных процессов, а только затем перейдем к характеристике и попытке классификации адаптаций.

1. Среда протекания эволюционного процесса

Обычно или, по крайней мере, очень часто в биологии под средой понимается лишь комплекс физико-географических условий обитания, т. е. подразумевается, что в основном среда соответствует понятию абиотической среды обитания вида. Именно исходя из такого ограниченного по существу понимания среды, были выделены формы растений, приспособленных к обитанию в условиях недостатка влаги — суккуленты (разные виды кактусов, многие солянки), ксерофильные виды животных (многие пустынные насекомые, рептилии, пустынные виды млекопитающих и птиц и т. п.), гидрофильные и мезофильные виды организмов, пагофилы (некоторые виды ластоногих, связанные с ледовым покровом), стенно- и эвригалинные виды (соответственно связанные с очень ограниченным или очень широким диапазоном солености среды) и, наконец, виды стено- и эврибионтные.

Примеры такой физико-географической классификации адаптаций можно многократно умножить и их легко найти в любом

экологическом обзоре. Все эти подразделения адаптаций по физико-химическим факторам среды имеют лишь частное значение и не могут рассматриваться как общебиологические категории. Уже с географической точки зрения ясно, что организмы существуют не только в комплексе физико-химических условий, но вписаны в определенные ландшафты. Ландшафты же всегда включают комплекс биотических условий, среди которых важнейшими оказываются растительный покров, типы фауны и почвы (фитоценоз, зооценоз, педоценоз) и входящие в каждый из выделенных типов микрофлора и микрофауна. Следовательно, среда — понятие, не сводимое лишь к физико-географическим условиям.

С другой стороны, любые виды, как это многократно подчеркивалось ранее, должны рассматриваться как гетерогенные динамические системы. В результате постоянно текущего процесса скрещивания возникают самые разные комбинации аллелей, дающих качественно разные генотипы. Эти генотипы находятся в динамическом взаимодействии внутри популяции. Разные популяции находятся в динамическом взаимодействии (на другом, более высоком уровне) внутри вида. Виды находятся в динамическом взаимодействии (еще более высокий уровень) с другими видами. И все это в определенном смысле та или иная среда протекания жизненных процессов особи, популяции, вида, среда, в которой действуют эволюционные факторы. Исходя из сложности и многоплановости содержания понятия «среда», необходимо постараться дифференцировать разные «планы» этого понятия, что неизбежно связано с классификацией более частных понятий, составляющих общее понятие «среда протекания эволюционных процессов».

Прежде всего среду можно разделить на абиотическую и биотическую. Подробный анализ и классификация компонентов абиотической среды не представляют здесь особого интереса ввиду общеизвестности. Может быть, лишь следует подчеркнуть важность рассмотрения в этом плане не только влияния среды на возникновение соответствующих адаптаций у организмов, но и реже обсуждаемый аспект обратного влияния живого на неживое. Сложные констелляции, возникающие при развитии живого в косной среде, приводят к выдающимся последствиям, например к возникновению современной атмосферы Земли, обеспечивающей возможность кислородного дыхания животных или к созданию почвенного покрова, определяющего в значительной степени многообразие форм растительности в разных районах Земли. Но при всей сложности и многогранности связи организмов с абиотической средой эти связи даже отдаленно не могут быть сравнимы по сложности с таковыми, возникающими в биотической среде.

В биотической среде можно в настоящее время выделить несколько основных разделов. Элементарная эволюционная едини-

ца — популяция — прежде всего входит (целиком или частично) в состав более или менее определенного сообщества — биогеоценоза. Следовательно, все процессы микроэволюции и внутривидового отбора неизбежно протекают на фоне трофических, эдафических и многообразных аллелопатических и других связей, существующих в пределах каждого биогеоценоза. Тот или иной состав ценоза определяет и характер и интенсивность процессов межвидовой конкуренции, взаимопомощи и отбора (в широком смысле, те процессы, которые со времен Ч. Дарвина принято называть «борьбой за существование»). Следовательно, можно выделить прежде всего *биогеоценотическую* среду в биотическом окружении любой популяции, а в конечном счете — и особи.

Далее, любая особь живет и размножается (существует в пространстве и времени) в пределах определенной популяции. Выше неоднократно подчеркивалось, что любая природная популяция с генетической точки зрения представляет гетерогенную смесь разных генотипов (находящихся или не находящихся в состоянии динамического равновесия) и обладает определенным генофондом с различными концентрациями определенных аллелей (также находящихся в некоем динамическом состоянии). Естественно, что для «отборной судьбы» как отдельных генотипов, так и определенных аллелей отнюдь не безразлично, с какими другими генотипами и аллелями им приходится сталкиваться в процессе жизнедеятельности. Пословица «молодец против овец, а против молодца сам овца» образно и довольно точно выражает сказанное. Поэтому естественно и необходимо выделить понятие популяционной среды в отношении к каждой отдельной особи каждого биотипа или экотипа (Turesson, 1922).

Но на выделении популяционной и биогеоценотической среды остановиться нельзя. Благодаря скрещиванию и возникновению мутаций исходные генотипы меняются, образуются новые комбинации аллелей, т. е. новые генотипы. Выше уже говорилось, что относительная жизнеспособность, а следовательно, и популяционная судьба любой мутации и аллели зависит не только от условий абиотической среды, но как от гетеро- или гомозиготного ее состояния, так и от того, в комбинации с какими другими аллелями других генов она присутствует в данном генотипе. Следовательно, по отношению к каждой мутации и аллели можно и должно говорить о генотипической среде, в которой они находятся. Действие отбора через генотипическую среду создает уже ранее упоминавшийся нами «шлейф» соотбираемых аллелей, сопровождающий всякий положительный отбор определенных особей и признаков.

Наконец, в некоторых случаях степень проявления того или иного признака может зависеть от флуктуаций тех или иных физических или химических свойств в онтогенезе данной особи. В этих случаях (и только в этих, что приходится подчеркнуть для избежания возможной терминологической путаницы)

мы считаем возможным говорить о внутренней (онтогенетической) среде.

На основе изложенных соображений классификация различных аспектов («планов») среды протекания эволюционных процессов может быть представлена следующей классификационной схемой:

Среда	Единицы, к которым приложимо действие данного аспекта среды
А. Абиотическая (возможные подразделения включают любые физико-географические факторы)	Любой таксон, популяция, особь, генотип, аллель
Б. Биотическая	
1. Биогеоценотическая	Любой таксон, популяция, особь, генотип
2. Популяционная	Особь, генотип, аллель
3. Генотипическая	Аллель
4. Внутренняя	Признак (количественное проявление в пределах особи)

Все перечисленные выше среды, в которых протекают эволюционные процессы, являются в первую очередь фоном действия тех или иных векторов естественного отбора. Этот фон определяет, с одной стороны, необычайную широту и мощь естественного отбора как направляющего фактора эволюции, с другой же стороны — учет различных возможностей этого действия через разные компоненты общей среды показывает необычайную тонкость, дифференцированность и «нежность» естественного отбора.

При таком рассмотрении среды можно заметить, что обычно декларируемое влияние естественного отбора на широкий диапазон природных феноменов — от изменения целых таксонов до еле заметных изменений в степени проявления какого-либо количественного признака — оказывается концентрирующим, интегрирующим результатом процессов, затрагивающих целый ряд уровней организации живого.

Следует подчеркнуть, что как и всякая схема, предложенная нами классификация должна рассматриваться лишь как определенное приближение к природному разнообразию явлений. Вероятно, существуют какие-то явления, протекающие на границах между выделенными средами, возможно, наконец, что выделены не все основные типы сред. Но, как в других случаях, известная формализация знаний существенно облегчает общее рассмотрение проблем соседней области. Такой соседней областью в данном случае является проблема адаптаций.

2. Общий характер адаптаций

Адаптации являются постоянно возникающими, изменяющимися, совершенствующимися и иногда исчезающими эволюционными приспособлениями организма к среде в самом широком

понимании, в изложенном и классифицированном выше смысле. Совершенно ясно, что адаптация — понятие всегда относительное. Оно включает приспособление организма к определенным элементам среды обитания или к комплексам таких элементов. В связи с этим по самому характеру адаптации могут быть «мелкими» и «крупными», широкими или узкоспециализированными, коррелятивно определяющими целый ряд морфофизиологических и биохимических свойств организма или изменяющими лишь отдельные признаки онтогенеза.

Адаптации, естественно, могут возникать лишь при наличии у соответствующих организмов определенных онтогенетических предпосылок. В связи с этим можно говорить о понятии преадаптации, предварении некоторых эволюционных процессов (наличие онтогенетических предпосылок, «не осуществленных» еще в процессе эволюции в форме определенных адаптаций). Характерным примером преадаптации может служить развитие у древних кистеперых рыб мощных и прочных конечностей: эти конечности, несомненно, были связаны с определенными, частными направлениями естественного отбора в конкретных условиях существования этой группы, но в то же время они оказались предпосылкой выхода позвоночных на сушу.

Адаптации неизбежно должны подвергаться эволюционным изменениям как в связи с появлением новых адаптаций, так и с изменениями соотношений соответствующих организмов со средой. В таких эволюционных изменениях адаптаций они могут менять свой «вектор» и эволюционное значение, а в некоторых случаях исчезать как адаптации в первоначальном значении, перекрываясь иными морфофизиологическими «наслоениями».

Эволюционные адаптации, конечно, должны иметь какие-то границы. Границами в появлении и формировании адаптаций могут служить различные категории факторов. С одной стороны, как это ясно из сказанного, онтогенетические потенциальные возможности данной группы организмов всегда ограничены. С другой стороны, вряд ли могут выйти на широкую эволюционную арену формирующиеся адаптации к условиям, либо достаточно быстро изменяющимся во времени (быстрое формирование соответствующих морфофизиологических эволюционных приспособлений), либо к таким условиям, адаптивное значение которых перекрывается таковым других векторов отбора. Последнее обстоятельство, ограничивающее формирование морфофизиологических завершенных адаптаций, может, однако, представлять большой интерес в связи с возникающими, с одной стороны, преадаптациями, а с другой — с поддержанием уже упоминавшегося нами генетического полиморфизма и «аварийного запаса» в популяциях. Возможно, что на этих путях (ограничивающих формирование специальных и узких адаптаций) могут формироваться очень общие адаптации, например, типа повышения автоматизации онтогенеза в смысле И. И. Шмальгаузена (1939). При

детальных рассмотрениях специальных эволюционных феноменов было бы, по-видимому, небезынтересно обращать внимание на морфофизиологические характеристики и вытекающие из них границы адаптационных возможностей.

Наконец, следует еще раз подчеркнуть, что под адаптациями следует понимать лишь специальные (хотя и любого масштаба и широты) приспособления, оставляя в стороне то общее соответствие организмов среде, которое эволюционно-исторически складывается в жизни каждого вида и неподразделимо далее на специальные приспособления (см. также гл. VII, раздел «Отбор и адаптация»).

3. Возникновение адаптаций

Основываясь на проведенной классификации среды, попробуем разобраться в характере и особенностях возникновения разных адаптаций, которые встречаются в природе.

Внутренняя среда в определенном выше смысле способна оказать влияние на проявление отдельного признака (генетически определяемого тем или иным аллелем). Непосредственно на судьбу аллеля влияет генотипическая среда. Популяционная среда оказывается связанной с судьбой генотипа в целом, а биогеоценотическая среда определит уже судьбу генофонда (что эквивалентно судьбе популяции в целом). Абиотическая среда может оказать влияние в широких пределах: от аллеля до генофонда. Из этого рассмотрения следует важное положение: в конечном счете адаптацией является появление (и наследственное закрепление в чреде поколений, в популяции какого-то генотипа. Точнее говоря, появление определенного генотипа на эволюционной арене и размножение его в определенных условиях можно считать элементарным адаптационным явлением. Точно так же, как элементарное эволюционное явление еще нельзя считать эволюцией (гл. VI), так и появление элементарного адаптационного явления само по себе еще вовсе не означает возникновения адаптации: об адаптации в прямом смысле слова нельзя говорить до тех пор, пока не возникло специализированное приспособление к элементам среды на любом из уровней.

Что может превратить элементарное адаптационное явление в адаптацию? Несомненно, лишь какой-то векторизованный процесс, который представляется возможным в трех главных формах.

1. Установление связи нового элементарного адаптационного явления с условиями среды путем сохранения и усиления этого явления во времени и пространстве (сохранение в чреде поколений и распространение в популяции), например в составе «мобилизационного резерва» популяции, до момента, когда оно может быть подхвачено действием естественного отбора. Коротко этот путь возникновения адаптации может быть назван сохранением

элементарного адаптационного явления до подходящего изменения среды, это как бы «преадаптивный» путь к адаптации.

2. Элементарное адаптационное явление может превратиться в адаптацию путем комбинаторики с любой уже имеющейся в наличии адаптацией или параллельным элементарным эволюционным явлением. Здесь теоретически возможны несколько вариантов, аналогичных известным принципам взаимодействия генетического материала в генотипе: комплементации (объединению усилий разных элементарных адаптивных явлений друг с другом на одном или на разных уровнях среды), эпистазу (подавлению действия одной адаптации или одного адаптивного явления другим адаптивным явлением, что может само по себе являться адаптацией в уже готовом для «применения» на фоне той или иной среды виде), полимерии (объединению усилий однородных, полимерных элементарных адаптивных явлений). Вероятно, перед исследователями в этом направлении открывается богатый набор возможностей для анализа наблюдаемых в природе конкретных ситуаций, что неизбежно должно привести к более четкому пониманию механизмов возникновения адаптации вообще.

3. В составе мобилизационного резерва наследственной изменчивости в каждой популяции есть не только новые элементарные адаптационные явления в виде новообразованных генотипов, аллелей и их комбинаций, но и такие, которые раньше выполняли важную роль в процессе эволюции группы, являлись адаптациями разного ранга и широты, но в связи с изменением действия факторов среды в широком понимании перестали быть адаптациями и оказались «сведенными» в конкретных популяциях вновь до уровня элементарного эволюционного явления. Внешне этот процесс может выглядеть как изменение значения той или иной адаптации в жизни группы вплоть до полного исчезновения этой адаптации из популяционной морфофизиологической характеристики. В качестве примера такого рода можно назвать редукцию заднего пояса конечностей у китообразных по сравнению с тем, что мы наблюдаем у их четвероногих предков. Известно, что в настоящее время задних конечностей у китообразных нет, и это является важным таксономическим признаком всего отряда китообразных. Но известно, что время от времени, с частотой примерно 1:10 000 у кашалотов (*Physeter macrocephalus*), более изученных в этом отношении, встречаются задние конечности. В данном случае совершенно ясно, что ставшие бесполезными или даже вредными в воде и уничтоженные в череде поколений давлением эволюционных факторов задние конечности исчезли не бесследно: в генотипе каждой особи, а тем более в генофонде всей популяции вида они сохраняются в ничтожных, но ощутимых концентрациях и могут быть вновь подхвачены естественным отбором при достаточно плавном и направленном изменении условий существования.

На этом примере вскрывается различие между адаптацией особи и адаптацией популяции, которое отражает, с одной стороны, существование самостоятельных уровней среды протекания эволюционных процессов — популяционной и генотипической, а с другой стороны показывает, что появление отдельного признака у особи (эквивалентное в данном случае изменению генотипа) еще не означает изменения характеристики популяции; элементарное адаптационное явление еще не означает адаптации в широком смысле слова и еще не ведет к элементарному эволюционному явлению.

Рассмотрение возможных способов превращения элементарного адаптационного явления в адаптацию показывает, что этот процесс действительно может идти лишь при возникновении той или иной положительной (или отрицательной) оценки возникшего элементарного адаптационного явления в системе генотипов. Как только такая оценка происходит, броунизированное на первых этапах своего возникновения и существования элементарное адаптационное явление становится векторизованным. Вектор тем значительнее и определеннее направлен, чем более значимым оказывается адаптация в данной среде. Весьма вероятным является первоначальное возникновение очень незначительного вектора, расплывчатого и довольно широкого по общему направлению.

Следующим шагом в становлении адаптации является превращение элементарного адаптационного явления в элементарное эволюционное явление: от стойкого изменения одного генотипа к стойкому изменению генотипического состава популяции. Возникновение в старой популяции нового генотипа (элементарное адаптационное явление) еще не представляет собой элементарного эволюционного явления (см. гл. VII). Таким образом, рассматривая путь возникновения адаптации с точки зрения популяционно-генетических процессов, можно в общей форме сказать, что, если элементарное адаптационное явление в виде возникновения нового генотипа выходит на эволюционную арену, возникает та или иная адаптация на любом из уровней среды. В дальнейшем возникшая адаптация включается в сложную и противоречивую систему взаимоотношений отдельных особей внутри популяции, популяций внутри вида, видов в системе биогеоценоза. Комбинаторика эволюционных требований к развитию и простому сосуществованию в такой сложной среде ведет к непредсказуемым констелляциям условий, при которых одни адаптации становятся адаптациями общего значения, ведущими к арогенезам, другие надолго остаются частными адаптациями, обеспечивая аллогенез организмов на невысоких ступенях иерархической лестницы.

4. Классификация адаптаций

Подходя к классификации адаптаций с точки зрения их происхождения, мы вынуждены четко различать возникновение элементарного адаптационного явления и возникновение собственно адаптации. Новая адаптация, собственно, может возникать тремя (в значительной мере взаимосвязанными и перекрывающимися) путями: а) преадаптивным путем, через сохранение (на основании популяционно-генетических механизмов) вновь возникшего элементарного адаптационного явления в мобилизационном резерве популяции до «подхватывания» его эволюционными факторами и в первую очередь естественным отбором; б) «комбинационным» путем, через мгновенное в историческом плане возникновение адаптации посредством разного рода комбинирования как новобразованных элементарных адаптационных явлений, так и сочетаний таких новообразований с уже имеющимися адаптациями; в) «постадаптационным» путем, при котором новой адаптацией становится не новое, заново возникающее в популяции элементарное адаптационное явление, а такое, которое в процессе существования группы было переведено из разряда адаптаций в мобилизационный резерв популяции.

Следующий возможный путь классификации адаптаций — принадлежность к тому или иному типу среды. С этой точки зрения обоснованно говорить об адаптациях на уровне генотипической среды (когда речь идет о взаимной слаженности и приспособленности отдельных элементов внутри целостного генотипа), об адаптациях, связанных с воздействием особей внутри популяции, о приспособлениях, связанных с взаимодействием разных видов в ценозе, наконец, о приспособлениях, связанных с абиотическими факторами среды.

Следующим планом классификаций адаптаций может служить разделение адаптаций на различные группы или классы с точки зрения эволюционной значимости. Общеизвестно, что одни адаптации связаны с узколокальными условиями существования и характеризуют либо отдельные виды, либо очень небольшие группы видов; это адаптации типа более или менее глубокой специализации. Примеров таких адаптаций можно привести бесконечно много. На другом полюсе можно поставить адаптации, связанные с широким кругом условий существования, характеризующие не отдельные виды, а большие группы видов (обычно целые крупные таксоны — семейства, отряды, классы, типы). Примерами таких адаптаций могут быть внутренний скелет позвоночных и наружный скелет членистоногих, развитие кровеносной системы, использование в качестве переносчика кислорода одного из высокомолекулярных железосодержащих белковых соединений — гемоглобина, развитие нервной системы у животных и сосудистой — у растений и т. д. Все эти особенности также являются адаптациями, но адаптациями совершенно другого уровня, неже-

ли те, которые связаны с частными компонентами условий существования. Эти адаптации общего значения при возникновении неизбежно являлись обычными частными адаптациями. Их «фундаментальность» и пригодность для различных условий (а не только для тех, которые первоначально вызвали их к жизни, перевели из разряда элементарных адаптационных явлений в истинные адаптации) сказались не сразу, а постепенно и были определены их высокими потенциальными возможностями. Есть разница в возникновении адаптивного вектора, направленного на выработку все более совершенного способа добычи нектара из цветов крупных тропических растений птицами-нектарницами, и в появлении первичного рогового покрова у предков современных рептилий. Первое приспособление ничего, кроме более специального способа взаимосвязи птиц и орнитофильных растений для все более и более ограниченного круга видов в эволюции не дало, а второе дало мощный толчок развитию покровов современных рептилий, птиц, млекопитающих. Развитие же покровов (вместе с рядом других приспособлений столь же крупного масштаба) позволило позвоночным покинуть зону водоемов и распространиться по суше.

Из этого примера видно, что перспективность адаптаций определяется не только изменением фундаментальных, морфофизиологических характеристик организмов («фундаментальными» эти характеристики стали впоследствии, после распространения этих характеристик во все увеличивающемся числе дочерних таксономических подразделений), но и главным образом возможностью их «работы» в широком комплексе условий существования. Как ни обширна на Земле зона тропиков, в ней адаптивная ниша птиц-нектарофагов (и как реципрок — крупных растений-орнитофилов) очень невелика. Поэтому любые изменения адаптаций, связанные с более глубоким приспособлением видов ко все более полному освоению этой зоны, приведут лишь ко все большему сужению спектра вовлеченных в этот процесс видов растений и животных.

Наоборот, приобретение способности к жизни не на берегу водоема, а в любом удалении от него приводит ко все более широкому распространению организмов и вызывает вторичные и третичные векторы адаптаций, одни из которых могут оказаться частными и специализированными, другие — опять-таки высокопотентными и перспективными при дальнейшей эволюции в конкретной среде биогеоценеза.

Ясно, что общие адаптации возможно связать с эволюцией группы по пути арогенеза, а частные — по пути аллогенеза. Итак, нет сомнения, что мы вправе разделить все адаптации на два больших типа по широте и эволюционной потентности: на адаптации частного характера, ведущие к специализации, и на адаптации общего характера, ведущие к расширению эволюционных возможностей группы и переходу в новые адаптивные зоны.

Между этими крайними типами нелегко провести четкую грань, но эта «смазанность» границ, естественно, следует из сложности и многообразия природных явлений.

Кроме рассмотренного плана классификации адаптаций по конечным результатам, можно выделить другой план рассмотрения: по морфофизиологическому содержанию. Одни адаптации приводят к усложнению органов и структур всего индивида или даже всей группы (выражается, например, в усложнении внутрипопуляционных связей между особями, пример чего — создание семейных отношений в популяциях некоторых млекопитающих), другие — к упрощению строения органа, организма, группы в целом.

Сформулированные выше общие подходы к классификации адаптаций объединены в краткой форме на предлагаемой схеме:

Принцип классификации	Группа адаптаций
По происхождению	Предадаптивный путь, комбинативный путь, постадаптивный путь
По принадлежности к разным аспектам среды	Генотипические, популяционные, биогеоценотические, абиотические
По эволюционной значимости	Частные адаптации, общие адаптации
По морфофизиологическому содержанию	Упрощающие строение, усложняющие строение

* * *

Общее рассмотрение среды протекания эволюционного процесса приводит нас к необходимости ее классификации с выделением разных уровней от внутренней и генотипической до биогеоценотической. Эволюционные процессы на разных уровнях среды в конце концов приводят к появлению и наследственному закреплению в чреде поколений определенного генотипа — возникновению элементарного адаптационного явления. Различны возможные пути превращения элементарного адаптационного явления в адаптацию, различны и сами адаптации — не только по особенностям возникновения, но и по отношению к разным аспектам среды, эволюционной значимости, по морфофизиологическому содержанию. Более глубокое изучение в природе и эксперименте процессов, ведущих к возникновению и развитию адаптаций, несомненно, явится важным вкладом в систему наших эволюционных знаний.

В заключение следует подчеркнуть, что никогда не следует забывать при рассмотрении среды, в которой протекает эволюционный процесс, биотическую среду, в частности — биогеоценотически-биосферный уровень среды, в котором, собственно, и протекают реально все эволюционные процессы. При этом становится совершенно очевидным, что любое обеднение, упрощение, обогащение или изменение элементов этой среды (в основном

биоценозов) неизбежно должно сказаться на темпах и характере протекания эволюционных процессов у любых входящих в данный биогеоценоз видов живых организмов. К этому нам еще придется вернуться в последних главах книги.

Глава десятая

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

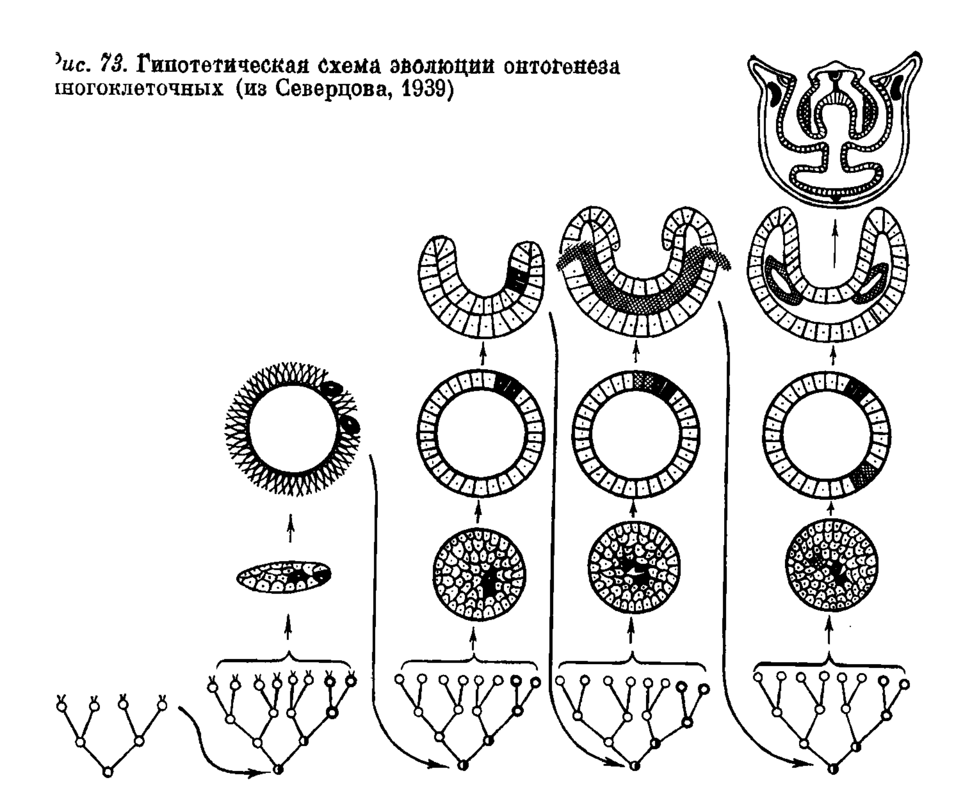
Как уже подчеркивалось выше, современный уровень наших эволюционных знаний характеризуется достаточно четким разделением эволюционного процесса в целом на два главных направления в изучении (и познании!) на микроэволюционный и макроэволюционный. Заметим еще раз, что если на уровне микроэволюционном есть возможность экспериментально проверять выделяемые связи и закономерности, то на макроэволюционном уровне такие связи и закономерности могут быть выделены лишь на основании косвенных данных в основном как *эмпирические обобщения*, связанные между собой лишь цепью логических посылок. Именно в этом свете и следует рассматривать все описываемые ниже черты макроэволюционного процесса.

Однако уже сегодня мы можем трактовать некоторые макроэволюционные феномены с микроэволюционной точки зрения; в будущем возможности такой трактовки, несомненно, еще более увеличатся.

В этой главе мы рассмотрим некоторые феномены, связанные с эволюцией онтогенеза и с эволюцией органов (онтогенетические дифференцировки в широком смысле слова). При рассмотрении проблем эволюции групп специальное внимание уделяется главным типам эволюционного процесса, важнейшим эмпирическим правилам эволюции целых филумов и филогенетическим дифференцировкам. Глава завершается рассмотрением общих проблем эволюционных дифференцировок и проблемы направленности и ограниченности процесса эволюции.

1. Эволюция онтогенеза

Простейшим онтогенезом является процесс создания белковой оболочки вируса на основе кода нуклеиновой кислоты. В процессе эволюции, по мере нарастания онто- и филогенетических дифференцировок, процесс онтогенеза становится все более и более сложным и достигает высших ступеней сложности у насекомых и позвоночных. Совершенно ясно, что наблюдаемые ныне сложные формы онтогенеза представляют собой результаты длительного эволюционного развития. Сравнительная и эволюцион-


Рис. 73. Гипотетическая схема эволюции онтогенеза многоклеточных (из Северцова, 1939)

ная эмбриология позволяет восстановить основные возможные пути эволюции онтогенеза в царствах животных и растений (Бэр, де Бир, Балинский, Уоддингтон, Ковалевский, Давыдов и др.).

В эволюции онтогенеза прослеживаются как линии, связанные с возникновением специфических приспособлений зародыша или личинки к окружающей среде, так и линии нарастающей дифференцировки эмбриона, связанной с особенностями эволюции взрослого организма (рис. 73). Наконец, в процессе онтогенеза происходит и перестройка самого процесса онтогенеза, идущая по пути как бы «рационализации» онтогенеза (Шмальгаузен, 1968). Эти пути рационализации различны в различных крупных стволах развития живой природы. В одном случае это — все более ранее обособление зачатков и возникновение мозаичности развития зародыша, в другом — накопление запасов питательных веществ в яйце, в третьем — возникновение сложного метаморфоза, в четвертом — прогрессивная эмбрионализация, в пятом — усложнение системы корреляций. Во всех этих случаях происходит увеличение автономности процессов развития, наблюдается *автономизация* онтогенеза (Шмальгаузен, 1939, 1968).

В рассматриваемой проблеме эволюции онтогенеза сравнительно лучше разработанным к настоящему времени оказывается

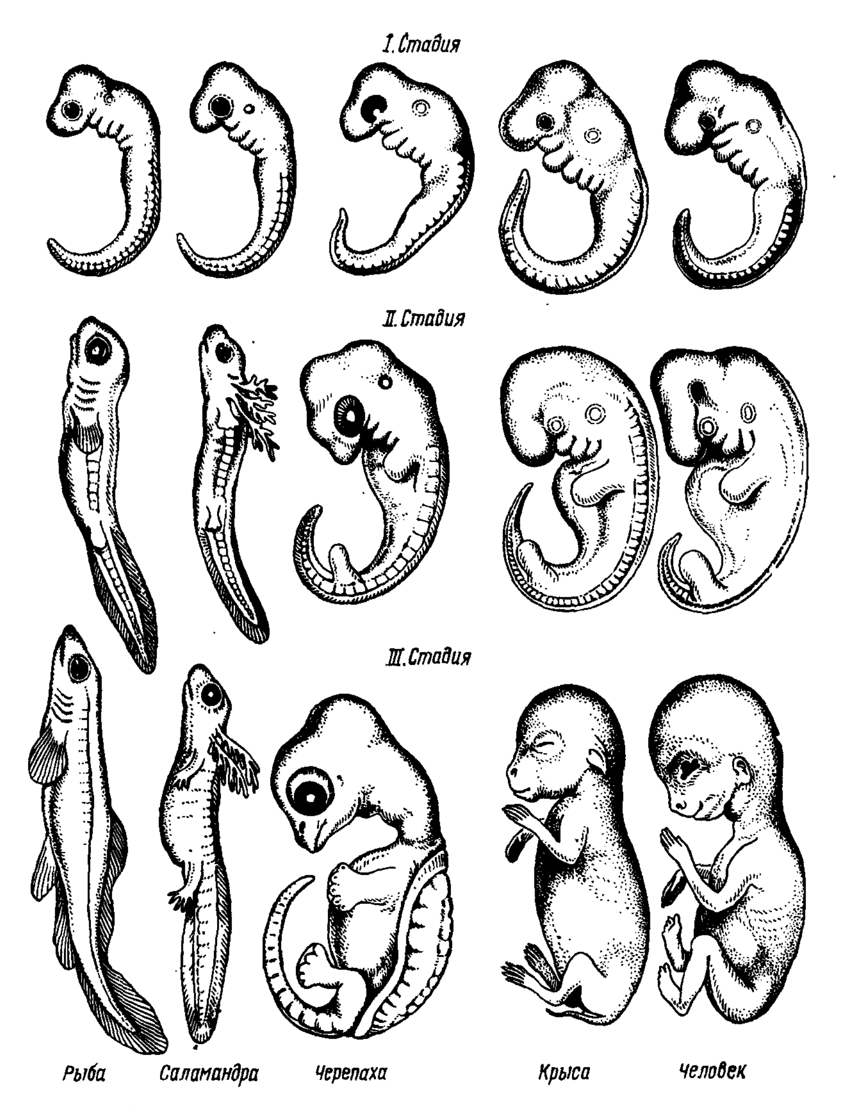


Рис. 74. Эмбрионы всех позвоночных животных, на ранних стадиях развития (*I*) сходные друг с другом, на более поздних стадиях (*II—III*) похожи на филогенетически родственные формы (по Додсону, 1960)

вопрос о соотношении онто-и филогенеза. Историческое развитие всякой группы — филогенез — можно представить как цепь или поток связанных друг с другом циклов индивидуального развития — онтогенезов. Ясно, что изменения группы в филогенезе могут возникнуть лишь посредством изменений в онтогенезе. Считается, что изменения индивидуального развития касаются не самых ранних стадий развития, которые сохраняют значительное

сходства с соответствующими стадиями развития предковых и родственных форм («закон зародышевого сходства» Бэра). В процессе онтогенеза часто как бы сжато повторяются («рекапитулируют») многие черты строения предковых форм: на ранних стадиях развития — более отдаленных предков (или современных менее родственных форм), на более поздних стадиях развития — более близких (филогенетически) предков или более родственных современных форм. Известно, что зародыш человека на ранних стадиях развития похож на зародыши рыб, амфибий, рептилий (вплоть до развития образований, напоминающих жаберные щели рыб), на более поздних стадиях развития — на зародыши других млекопитающих, на самых поздних стадиях — на плод человекообразных обезьян (рис. 74). Таким образом, в процессе онтогенеза рекапитулируют особенности соответствующих стадий развития предковых форм.

Было показано, что новообразования в процессе онтогенеза могут возникать посредством смещения времени закладки того или иного органа или структуры (гетерохроний) и смещения места закладки структур (гетеротопий). Тщательное исследование некоторых форм показало, что прогрессирующие органы закладываются раньше и развиваются быстрее (Weismann, 1896; Mehnert, 1897), а исчезающие в процессе эволюции органы развиваются более медленно, закладка их отодвигается на все более поздние стадии онтогенеза. Обычно те органы, которые позже закладываются в онтогенезе, раньше исчезают при филогенетической редукции.

Были сделаны попытки выделить разные типы эмбриональных признаков: палингенезы (рекапитулирующие строение предков), ценогенезы (эмбриоадаптации) и филэмбриогенезы (любые эмбриональные признаки, оказывающие влияние на дальнейшее филогенетическое развитие). Эта классификация внутренне противоречива и недостаточно строга: у растений понятие ценогенезов всегда совпадает с понятием палингенезов (Козо-Полянский, 1940), в результате чего применение их теряет смысл; кроме того, ясно, что в процессе онтогенеза любая структура и явление имеют свою историю и любой «генез» возникает не на «пустом месте», всегда являясь результатом предыдущего состояния. Это хорошо понятно в свете положений о границах онтогенетических возможностей вида. Поэтому границы между выделенными модусами эволюции онтогенезов оказываются относительными и условными. Различные типы онтогенетических изменений переходят друг в друга, и одни и те же факты могут быть описаны различной терминологией в зависимости от подхода исследователя к проблеме.

Не умаляя значения детального изучения разных типов изменений онтогенеза для решения частных проблем эмбриологии в отношении общих подходов к изучению всего процесса эволюции онтогенеза (Haeckel, А. Н. Северцов, De Beer и др.), вероятно.

лучше вернуться в настоящее время к более логически стройной и четкой формулировке, предложенной более 100 лет назад, Ч. Дарвином (1859) и развитой Ф. Мюллером (1864), показавшими, что эволюционные изменения особей какой-либо группы в онтогенезе могут возникать на любых (вплоть до самых ранних) стадиях, что и приводит соответственно к большему или меньшему уклонению от пути онтогенетического развития, характерного для предковых форм. Эти уклонения могут возникать либо за счет возникновения действительно новых особенностей, либо за счет смещения во времени или в пространстве уже существовавших структур.

Ч. Дарвин, а затем и Морган считали, что изменения, возникающие на более ранних стадиях развития, приводят к большему уклонению в развитии группы. Однако, поскольку такие крупные отклонения обычно связаны с возникновением каких-либо крупных нарушений строения развивающегося особи, первостепенное эволюционное значение отводилось незначительным мелким изменениям конечных стадий развития. Сейчас стало ясно, что не всегда изменения, происходящие на ранних стадиях развития, эквивалентны большему уклонению в роде онтогенеза и соответственно — дивергенции групп большего масштаба. Сейчас известно, что весьма близкие виды различаются по строению рибонуклеазы, кортикотропинов, по меланотропинам, инсулину, гипертенсинам, цитохрому-С, гемоглобинам и т. д. Это возможно лишь при наличии определенной изменчивости фундаментальных биохимических свойств организма, безусловно определяющихся гораздо раньше, чем любое морфологическое (в широком понимании) свойство организма. И тем не менее, несмотря на серьезные различия в строении белков, виды принадлежат к достаточно близким таксонам. Другим примером может служить возникновение стойкого морфологического различия между лево- и правозакрученными формами у некоторых видов моллюсков даже внутри популяции. Лево- и правозакрученность раковины определяется уже при первом дроблении зиготы, однако этот, вероятно, наиболее рано проявляющийся наследственный морфологический признак не определяет максимально далекого отклонения особей — носителей этого признака от остальных особей даже внутри вида.

Эти примеры приводят к одному важному выводу: отдельные признаки онтогенеза могут весьма значительно различаться у разных организмов, но эти различия могут не приводить к существенным различиям в онтогенезе в целом; другими словами, онтогенез в целом — это нечто большее, чем сумма отдельных индивидуальных признаков. Этот вывод находит свое объяснение с эволюционной точки зрения при признании каждого отдельного признака конечным звеном в цепи морфогенетических процессов, действующих на молекулярно-генетическом уровне, на границе со следующим (наименее изученным, как уже неоднократно подчер-

кивалось) онтогенетическим уровнем организации живого. И так же, как элементарное эволюционное явление на микроэволюционном уровне еще не есть эволюция, возникновение какого-либо отдельного (рано или поздно в течение процесса онтогенеза данной особи) признака еще не служит эволюционно значимым явлением на онтогенетическом уровне.

Существенным для понимания эволюции онтогенеза оказывается то, что все изменения в онтогенезе, закрепляемые в процессе эволюции, оказываются адаптивными либо непосредственно, либо как звенья в цепи морфогенетических корреляций развивающегося организма (Шмальгаузен, 1939). Так, например, предпочка птиц является индуктором для закладки туловищной почки взрослого организма, и это, вероятно, ее важнейшая функция в онтогенезе амниот (Waddington, 1968).

Краткий обзор эволюции онтогенеза можно заключить следующими общими замечаниями. Если та или иная степень рекапитуляции позволяет рассматривать эмбриологический метод как один из важнейших в эмпирическом познании закономерностей макроэволюции (особенно в тех случаях, когда отсутствуют палеонтологические и другие доказательства развития групп), то положение об адаптивности эволюционных изменений онтогенеза ведет к возможности объяснения возникновения и этих сложных макроэволюционных изменений через элементарные микроэволюционные, идущие под контролем естественного отбора. В зависимости от нужд той или иной специальной биологической дисциплины можно по-разному и с применением соответственно различных терминологий подразделять эмбриональные признаки; существенной же, с эволюционной точки зрения, является основная идея Ч. Дарвина, основанная на признании возможности возникновения морфофизиологических макроэволюционных изменений в любых пространственно-временных формах, на любом этапе онтогенеза.

2. Эволюция органов

Уже в середине XIX в. с накоплением фактических данных о строении различных организмов возникает возможность в сочетании с эволюционной идеей, с одной стороны, и функциональным анализом органов, с другой, выделить возможные пути филогенетического изменения органов и функций (Дарвин, Dorn, Kleinenberg и др.). А. Н. Северцов (1939) подытоживает эти исследования созданием системы модусов органогенеза, основывающейся на двух объективно наблюдаемых в природе категориях факторов: 1) все органы мультифункциональны; 2) любая из функций способна изменяться количественно. Не известно ни одного монофункционального органа в любом из изученных организмов и, напротив, число известных функций, присущих тому или иному органу, имеет тенденцию «увеличиваться» по мере бо-

лее глубокого исследования. Даже такой специализированный орган, как летательная перепонка летучих мышей, имеет функцию не только полета, но и схватывания добычи по принципу сачка у настоящих летучих мышей, функцию терморегуляции, особенно хорошо выраженную у тропических летучих лисиц (*Pteropus*), постоянно обмахивающихся крыльями. Число примеров такого рода бесконечно. У растений сосудистые пучки, расположенные в определенном плане, являются не только проводящими путями, но и важными архитектоническими элементами, обеспечивающими существование растений определенной формы и т. д. Мультифункциональность оказывается характерной и для органелл в клетках, и в одноклеточных организмах. Вероятно, мультифункциональность должна рассматриваться как одна из важных и, возможно, первичных характеристик органических объектов.

Другая категория фактов, положенных в основу системы модусов органогенеза, очевидно, еще более связана с первичными свойствами органической природы; все известные формы проявления жизнедеятельности имеют количественную природу. В применении к функционированию того или иного органа в процессе эволюции это положение значит, что одна и та же функция в процессе филогенеза может проявляться с большей или меньшей интенсивностью.

Итак, в основе эволюции органов лежит возможность количественных и качественных изменений органов и свойственных им функций.

Далее мы вкратце рассмотрим так называемые «модусы органогенеза», несколько более подробно — проблему рудиментации органов, которую удается уже теперь интерпретировать с макроэволюционных позиций, и, наконец, рассмотрим классическую проблему аналогии и гомологии, в которую современные подходы также позволяют внести некоторые новые моменты.

Модусы органогенеза

Несмотря на интенсивную разработку проблемы классификации модусов органогенеза А. Н Северцовым и его школой, до настоящего времени, вероятно, еще нет полного и окончательного анализа этой проблемы. Сейчас известно около полутора десятков модусов органогенеза, в число которых входят следующие:

смена функций (Dohrn, 1875) — главная функция ослабевает, а одна из вторичных функций усиливается;

расширение функций (Plate, 1912) — существенно увеличивается число второстепенных функций при сохранении главной;

уменьшение числа функций (Северцов, 1935) — с усилением главной функции органа подавляются другие, второстепенные;

интенсификация функций (Северцов, 1928) — усиление функции органа; по А. Н. Северцову (1928) «основной» тип филогенетического изменения органов;

субституция функций (Северцов, 1928) — замещение функции данного органа аналогичной функцией другого органа;

субституция органов (Kleinenberg, 1886) — орган замещается другим органом, другого строения и происхождения, но выполняющим ту же функцию;

физиологическая субституция (Федотов, 1927) — орган замещается органом другого строения, лежащим в другом месте и выполняющим ту же функцию;

фиксация фаз (Северцов, 1928) — новая функция возникает в результате закрепления периодически повторяющейся фазы прежней общей функции данного органа; характер функции остается тот же, *но* интенсивность функции повышается;

олигомеризация (Догель, 1954) — уменьшение числа гомологичных органов, органелл или частей органа;

полимеризация (Dogiel, 1929) — увеличение числа гомологичных органов, органелл или их частей;

гетеробатмия (Тахтаджян, 1959) — возникновение разного уровня специализации отдельных частей (органов) организма в результате относительной независимости в развитии разных частей особи;

иммобилизация функций (Северцов, 1939) — ослабление главной функции;

симиляция функций (Северцов, 1939) — уподобление органов, имевших различное строение и функции, по форме и функции;

компенсация функций и неравномерность темпов преобразования органов (Воронцов, 1961) — быстрое изменение одних органов (внутри одной системы органов) компенсирует длительное отставание темпов развития других органов той же системы.

Перечисленные прицины далеко не однородны: одни в большей степени чисто морфологические, другие — в широком смысле физиологические; одни — первичны и элементарны, как, например, принципы, связанные с усилением и ослаблением главной функции (качественные изменения), другие — вторичные, более сложные, комплексные, связанные с количественным и качественным изменением нескольких функций ряда коррелированных органов (например, принципы гетеробатмии и компенсации).

Рудиментация органов

Основной критерий рудиментарного органа, заключающийся в его относительно меньшем развитии по сравнению с такими же органами предковых форм, не может удовлетворительно служить поставленной задаче, так как не дает возможности провести границу между органом специализированным и органом рудиментарным.

Во всех обычно приводящихся примерах рудиментарные органы оказываются свойственными *всем* особям данного вида.

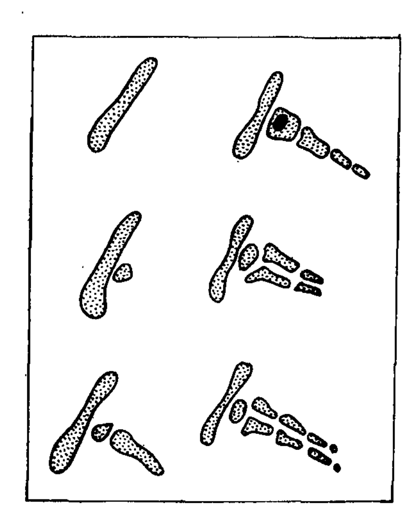


Рис. 75. Различные случаи разных по сложности строения остатков задних конечностей у кашалота (*Physeter macrocephalus*)

Частота встречаемости наиболее развитых вариантов конечностей (обнаруживаемых при наружном осмотре туловища в виде небольших выступов) составляет около 1 : 10 000 особей (из Яблокова, 1966)

И всегда выясняется, что такие органы или структуры, присущие всей популяции, имеют определенное функциональное значение и не могут быть названы рудиментарными.

Микроэволюционный подход в данном случае дает решение этой проблемы (Яблоков, 1963). Рудиментарными должны считаться только те органы, которые встречаются не у всех особей в популяции (естественно, особей одного пола и возраста). Такие органы и структуры есть в природе: например, дополнительные млечные железы у человека и некоторых млекопитающих, задние конечности у китообразных (не тазовые кости, а именно сами конечности, которые изредка встречаются у китов) (рис. 75). Эти факты указывают на то, что в мобилизационном резерве изменчивости видов, в эволюционной видовой «памяти» сохранились до сих пор возможности развития по отличным от современных путям развития. При каких-то условиях эти пути развития, характерные для далеких предковых форм (и, казалось бы, давно отброшенные в ходе приспособительной эволюции), могут вновь быть реализованы. Ясно, что в случае появления так называемых «рудиментов», по каким-то причинам морфогенетические процессы пошли по пути, характерному для предковых форм. Но поскольку развитие пошло по такому древнему пути, то появление соответствующих структур происходит по необходимости и, что важно отметить, эти структуры оказываются необходимыми и важными в *данной* цепи морфогенетических процессов. Если при этом особь как объект отбора успешно пройдет эволюционный контроль, то такие «предковые» варианты и будут наблюдаться в природе. В любом случае, каждая такая развивающаяся по необычному теперь пути структура является активным участником морфогенетических процессов и носителем определенных

функций (важных для данной особи, но практически не имеющих значения для популяции).

Рассмотрение проблемы рудиментарных органов и рудиментации показывает, что определяют рудиментацию, конечно же, известные нам эволюционные факторы и прежде всего естественный отбор; изменение вектора отбора позволяет накапливаться мутациям, рано или поздно нарушающим сложившееся эволюционное равновесие и разрушающим любую, самую сложную и тонкую систему органов или структуру. Только давление отбора, постоянно отметающего такие нарушенные варианты, поддерживает целостность и организма и отдельных органов. При анализе проблемы рудиментарных органов произошло неизбежное смыкание микроэволюционного плана рассмотрения с макроэволюционным: с точки зрения исчезновения какой-то структуры из видовой характеристики проблема принадлежит скорее микроэволюции, но вскрытие механизма такого исчезновения оказывается возможным лишь при анализе микроэволюционных явлений.

Гомология и аналогия

Признаки и свойства организмов, имеющие общее происхождение, называются гомологичными, а сходство, не основанное на сходстве онтогенетического развития, называется аналогичным; внутренне глубокое сходство — гомология, поверхностное сходство на различной основе — аналогия. Гомологичные органы: производные листа (лепесток цветка, тычинка, колючка барбариса), производные передней конечности позвоночных (однопалая нога лошади, крыло летучей мыши, плавник кита). Аналогичны крыло бабочки и птицы, роющая конечность медведки (*Gryllotalpa*) и крота (*Talpa*). Аналогия всегда вызывается сходством в образе жизни и сходно направленным давлением отбора на резко различные генотипы. Гомология основана на сходстве генотипов, сходстве начальных этапов онтогенеза. Различия в строении и функционировании гомологичных органов вызваны различным действием эволюционных факторов на сходные генотипы. Такова вкратце классическая концепция гомологии и аналогии, разработанная в основном трудами сравнительных анатомов и эмбриологов (обзор см. Л. Я. Бляхер, 1976).

Современные данные вряд ли могут добавить что-либо новое к пониманию аналогии, но заставляют по-новому взглянуть на проблему гомологии (Воронцов, 1966). Триплет УУГ, кодирующий синтез аминокислоты валина в молекуле инсулина, вырабатываемого поджелудочной железой млекопитающих, казалось бы, должен быть гомологичен триплету УУГ, кодирующему синтез валина в белке вируса табачной мозаики. Но валин может кодироваться также триплетами ЦУГ, АУГ и ГУГ, и каждый из этих кодонов явно не гомологичен друг другу. Однако, поскольку каждый из этих триплетов кодирует валин и только валин, то можно

прийти к выводу о возможности построения «внутренне глубоко сходных» (и потому могущих быть названных гомологичными) аминокислот на негомологичной основе. В инсулине быка (*Bos*), барана (*Ovis*), свиньи (*Sus*) и лошади (*Equus*) в одной из двух цепочек аминокислот одинаковые места (вертикальные столбцы) заняты разными аминокислотами:

— цистеин — цистеин — аланин — серин — валин — цистеин —
— цистеин — цистеин — аланин — глицин — валин — цистеин —
— цистеин — цистеин — треонин — серин —изолейцин — цистеин —
— цистеин — цистеин — треонин — глицин — изолейцин — цистеин —

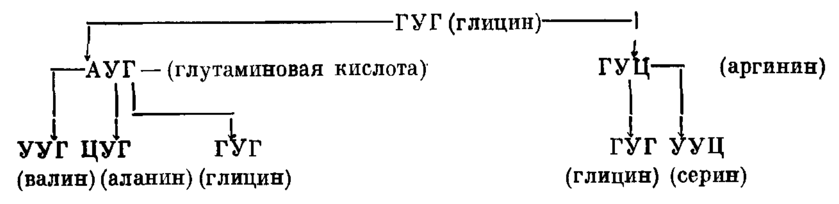
Судя по имеющимся данным, эта видоспецифичность инсулина не изменяет его основных свойств как гормона, но правомочно ли считать такие молекулы гомологичными? По-видимому, корректнее говорить о гомологии лишь по 48—49 из 51 звеньев и об отсутствии гомологии по 8—10 звеньям этой цепи.

Мутантные гемоглобины человека, вызывающие различные формы анемии (сиклемия, талассемия и др.) у гомозигот, отличаются от нормальных заменой одной из отрицательно заряженных аминокислот (глутаминовой) на электрически нейтральные (валин, лизин или глицин). Утеря электрического заряда молекулой гемоглобина ведет к «слипанию» молекул и утере способности переносить кислород (Ingram, 1959). Функционально безразлично, чем будет заменена глутаминовая кислота (валином, лизином, глицином), безразлично также, произойдет ли эта замена в шестом или седьмом звене молекулы, но принципиально важно, что все эти типы гемоглобина «глубоко внутренне» несходны по шестому или седьмому звену.

Установление гомологии между мутациями, дающими сходный фенотипический эффект, еще более затруднено. Известно, например, что образование бурого пигмента в омматидиях глаз насекомых определяется цепью реакций триптофан→формилкинуренин→кинуренин→оксикинуренин→пигмент. Мутации, нарушающие любую реакцию из этой цепи, ведут к сходному фенотипическому эффекту. У *D. melanogaster*, гомозиготных по рецессивной мутации vermillion (v/v), блокирован синтез формилкинуренина и кинуренина, у гомозигот по рецессивной мутации cinnabar (cn/cn) блокирован синтез оксикинуренина. Мутация scarlet у гомозигот (st/st) вызывает блокирование синтеза кинуренина и оксикинуренина. Рецессивная мутация cardinal у гомозигот (cd/cd) ведет к блокированию синтеза формилкинуренина и пигмента из оксикинуренина. Эти же мутации возникают у других видов рода *Drosophila*, а нарушение синтеза оксикинуренина из кинуренина наблюдается у мутантов из других групп насекомых: двукрылых (*Anisopus fenestris*), наездников (*Habrobracon*), шелкопряда (*Bombix mori*), т. е. у большинства генетически изученных видов насекомых. Гомологичен ли механизм подавления синтеза оксикинуренина у столь отдаленных видов и

можно ли в этих случаях говорить о гомологии? Однозначного ответа на этот вопрос пока нет. С одной стороны, известно, что биосинтез одних и тех же аминокислот (например, гистидин, аргинин) идет одинаковыми путями у столь далеких организмов, как *Escherichia coli* и *Neurospora*, с другой стороны, биосинтез одних и тех же соединений (например, лизина) может осуществляться разными путями.

Для решения этих вопросов принципиально важно было рассмотреть процесс возникновения возвратных мутаций (Тимофеев-Ресовский, 1927а, 1929). Экспериментальные исследования последних лет показали, что по крайней мере некоторые из возвратных мутаций действительно полностью повторяют код и являются не фено-, а генокопиями. Янофский (1960) получил у *Escherichia* мутации гена, регулирующего синтез фермента триптофансинтетазы. В последовательных поколениях наблюдалась мутационная смена отдельных нуклеотидов триплета, кодирующего синтез той или иной аминокислоты:



Таким образом, экспериментально была доказана возможность возникновения тождественных (гомологичных) по данному признаку организмов, происходящих от двух организмов, различных по коду этих признаков.

Итак, современные данные свидетельствуют о возможности возникновения гомологичных мутаций у форм с различным генотипом, об обратимости мутаций и о возможности возникновения обратных мутаций у особей с несходным генотипом.

Понятие гомологии органов и их частей, разработанное в сравнительной анатомии, описывает, по существу, лишь феноменологию событий. Данные сравнительной эмбриологии, описывающей лишь поздние стадии онтогенеза, не дают причинного анализа явлению гомологии, хотя и могут стать решающими для суждения о дивергентном или конвергентном происхождении группы (см. ниже). Связи сравнительно-анатомического понятия «гомология» с генетическим понятием «гомология» пока нет. По-видимому, можно предполагать, что анатомическая гомология зависит от гомологии на молекулярно-генетическом уровне. Для близких видов и родов можно считать бесспорной возможность существования сходных по строению и происхождению (гомологичных) групп генов, управляющих развитием гомологичных органов. Но можно ли говорить, что закладка хорды у аппендикулярии, ланцетника, акулы и крысы регулируется генами, сходными по

строению и происхождению и общими (гомологичными) для оболочников и для наземных позвоночных? На этот вопрос пока нет точного ответа, но очевидно, что сравнительные анатомы должны придерживаться именно такой точки зрения.

В этой связи особое внимание должны привлечь мутации, вызывающие изменение принципиального плана строения, свойственного представителям групп высокого таксономического ранга. Приведем некоторые примеры. Высшие приматы отличаются от большинства изученных млекопитающих выделением в мочу преимущественно мочевой кислоты, тогда как у других млекопитающих в мочу выделяется в основном аллантоин. Эти различия связаны с существенными различиями в строении и функционировании почечных мембран. Однако у одной из пород собак — далматских — резко повышено выделение мочевой кислоты и понижено выделение аллантоина (Wagner, Mitchell, 1955). Мутация tetraptera вызывает появление у мух (представителей отряда двукрылых) четырех крыльев (см. рис. 4, *а*) признака другого отряда. Мутанты по этому гену характеризуются также увеличением числа сегментов тела, т. е. выходят даже за пределы класса насекомых. Мутация aristapedia изменяет не только расчленение конечностей у двукрылых (лапка из пятичленистой превращается в четырехчленистую, т. е. теряется один из признаков отряда), но и может привести к превращению антенны в ножку. У линии мышей дэнфордских короткохвостых у гомозигот по доминантному гену Sd/Sd не развивается метанефрос, т. е. исчезает один из важнейших признаков, отделяющих наземных позвоночных (амниот) от водных позвоночных. Подобного рода мутации, затрагивающие принципиальные стороны организации, известны для всех генетически хорошо изученных животных.

В целом рассмотрение проблемы гомологии говорит о целесообразности различать два плана гомологий: гомологию отдельных генов и их мутаций, с одной стороны, и морфофизиологическую гомологию эмбриональных закладок органов — с другой. Большинство эмбриональных закладок многоклеточных в процессе эволюции «усложняется» (количественно и качественно, в пространстве и во времени), «загружается» большим числом аллелей, так или иначе влияющих на окончательное формирование соответствующего органа и его функций. В связи с этим у разных представителей одного и того же филума гомологичные закладки и органы могут развиваться частично под воздействием негомологичных генов или изменяться под влиянием негомологичных мутаций. Дело усложняется еще и тем, что развитие любой закладки органов вследствие физиолого-биохимических корреляций внутри индивида может подвергаться воздействиям и со стороны совершенно иных закладок и систем органов внутри того же индивида, следовательно, подвергаться воздействию негомологичных основной рассматриваемой закладке генетических компонент.

Следовательно, неясной и постоянно подлежащей уточнению является граница между генотипическими (генцо-мутационными) и онтогенетическими гомологиями.

3. Онтогенетические дифференцировки в эволюции

Под онтогенетическими дифференцировками понимается расчленение органа, структуры или онтогенеза в целом на отдельные части, выполняющие определенные функции и являющиеся подчиненными частями целого органа, структуры или онтогенеза в целом.

Несмотря на отсутствие в настоящее время стройной общей теории индивидуального развития (наследственного осуществления потенций, заложенных в генотипе), феноменологически процесс онтогенетической дифференцировки является всеобщим, характеризующим развитие всякой особи любого вида организмов на Земле. Если несколько афористически определить онтогенез как «в должном месте, в должное время происходящее должное», то это «должное» и является в той или иной форме онтогенетической дифференцировкой. Онтогенетические дифференцировки должны рассматриваться прежде всего как одни из бесчисленных признаков и свойств организма, появление которых определяется пусковыми механизмами эволюционного процесса. Имеют ли онтогенетические дифференцировки непосредственное адаптивное значение и самостоятельно поддерживаются естественным отбором, имеют ли они косвенное адаптивное значение (как звенья в цепи морфогенетических процессов, ведущих к появлению необходимых для организма структур или функций) или, наконец, они возникли в «шлейфе» соотбираемых признаков — во всех этих случаях любая дифференцировка проходит контроль со стороны естественного отбора. Структуры или процессы в онтогенезе, понижающие жизнеспособность настолько, что даваемые ими (или косвенно связанные с их появлением) преимущества не ведут к успеху в дифференциальном размножении, устраняются в процессе исторического развития. Но нельзя не видеть, что судьба разных дифференцировок в эволюции группы неизбежно оказывается различной: некоторые из них, а именно те, которые обеспечивают жизнь в очень узких условиях существования, сохраняются лишь до тех пор, пока сохраняются те специфические условия существования, которые «вызвали их к жизни». Другие дифференцировки оказываются высоко потентными и обеспечивающими жизнь не только в этих частных условиях, но и в гораздо более широкой адаптивной зоне, а может быть, и обеспечивающими возможность перехода в иную адаптивную зону. Эти онтогенетические дифференцировки могут быть названы перспективными (в апостериорном плане) и определяющими направление дальнейшей эволюции группы. Поскольку, как было отмечено выше,

онтогенетические дифференцировки не обязательно должны быть непосредственно адаптивными, то в ряде случаев возможно говорить о «предварении эволюции» без какого-либо натурфилософского оттенка.

Таким образом, при изложенном выше подходе четко выявляется различие между онтогенетическими дифференцировками, являющимися «осуществленными специализациями» разного рода, и онтогенетическими дифференцировками, не являющимися таковыми в данный момент. Можно сказать, что в известном смысле в онтогенезе любая онтогенетическая дифференцировка находится как бы в скрытом виде, тогда как в процессе эволюции такая дифференцировка выступает как работающая система. Конкретно осуществленные и носящие адаптивный, специализированный характер онтогенетические дифференцировки могут выходить на эволюционную арену все большего масштаба, «захватывая» в процессе филогенеза все новые филумы. Ярким примером такого рода распространения осуществленной онтогенетической дифференцировки является широкое распространение гемоглобина как носителя кислорода. Гемоглобин, очевидно, возник наряду с несколькими другими аналогичными соединениями и долгое время «болтался» в разных филумах до тех пор, пока в процессе бесконечных «проб и ошибок» эволюции он не оказался наиболее эффективным транспортировщиком кислорода, позволив разным группам позвоночных освоить самые разнообразные адаптивные зоны.

Онтогенез является развитием, «расшифровкой» генетической информации, заложенной в генотипе каждой особи, и с этой точки зрения должен рассматриваться как своеобразное развертывание информации, аккумулированной в процессе филогенеза группы. Отсюда ясно, что возникновение всякой онтогенетической дифференцировки — процесс, длящийся на протяжении многих поколений и идущий через «эволюционное испытание» отдельных отклонений индивидуального развития. Результатом таких бесчисленных эволюционных испытаний и является онтогенез конкретной особи.

Возникновение онтогенетических дифференцировок, как правило, связано с возникновением описанных подробнее элементарных адаптационных явлений и их дальнейшей эволюционной судьбой — превращением в сформировавшиеся адаптации.

Можно утверждать, что появление любого нового признака или свойства (или исчезновение старого) всегда должно быть связано в самом общем виде с каким-то, хотя бы и весьма малым явлением онтогенетической дифференцировки (понимая дифференцировку в самом общем виде как усложнение, так и упрощение развития). С другой стороны, в процессе формирования адаптаций, обычно являющихся комплексом из нескольких признаков и свойств, могут появляться отдельные признаки, входящие (интегрально) в адаптацию, но сами по себе как таковые не обладаю-

щие адаптивной ценностью и лишь коррелятивно связанные с каким-либо адаптационным комплексом. Каждый признак, однако, должен иметь свой «след» в онтогенезе, так что можно себе представить онтогенетические дифференцировки, не являющиеся адаптациями. Таким образом, все адаптации непосредственно связаны с соответствующими онтогенетическими дифференцировками, но можно себе представить онтогенетические дифференцировки, непосредственно не ведущие как таковые к адаптивным признакам на данной стадии эволюции, но могущие служить онтогенетической основой будущих адаптаций.

Рассмотрев различные типы онтогенетических дифференцировок в свете их возможного происхождения и эволюционного значения, мы приходим к выводу об обусловленности всех онтогенетических дифференцировок процессами, текущими на популяционно-видовом, микро-эволюционном уровне.

4. Типы эволюции групп

Говоря о типах эволюции групп, мы прежде всего выделим два главных типа — арогенезы и аллогенезы; а затем кратко обсудим классическую проблему дивергенции, параллелизмов и конвергенции.

Арогенез и аллогенез

Изучение палеонтологических находок и современных форм позволяет в настоящее время считать достаточно твердо установленным существование двух главных типов эволюционного развития группы (Lamark, 1809, Haeckel, 1866; и др.): возникновение большого числа близких форм, различающихся адаптациями одного масштаба, и развитие с выходом в другую адаптивную зону благодаря приобретению группой каких-то принципиально иных приспособлений, позволяющих выйти за границы прежней адаптивной зоны. Адаптивная радиация одного масштаба по-разному обозначается в современной эволюционной литературе (идиоадаптация, алломорфоз, аллогенез, кладогенез и т. п.). Для пользования однозначными терминами целесообразно остановиться на одном из этих терминов; одним из наиболее подходящих кажется термин «аллогенез» (Парамонов, 1966). Для описания развития группы по пути в иную адаптивную зону, приобретения эволюционных адаптаций бо́льшего значения использовались термины «ароморфоз» и «анагенез». Целесообразно и в этом случае унифицировать терминологию, и мы вслед за А. Л. Тахтаджяном (1966) используем для таких преобразований группы термин «арогенез». Развитие группы по пути аллогенеза происходит на основании общих принципиальных особенностей строения и функционирования организмов — членов группы, ставящих их в примерно одинаковые отношения с давлением среды. Развитие груп-

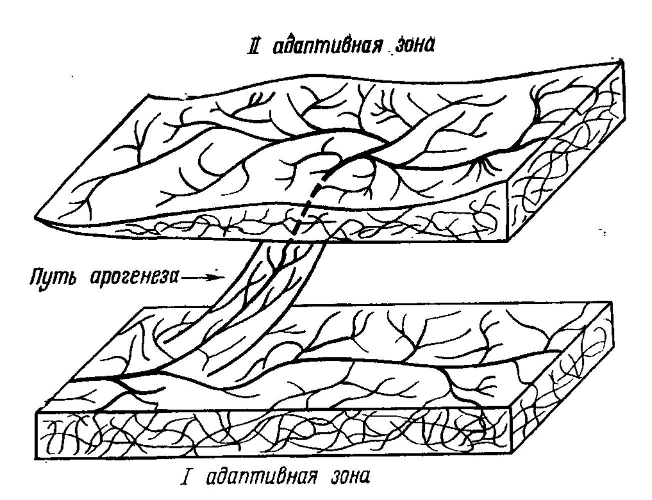


Рис. 76. Схема филогенетического развития группы в двух разных адаптивных зонах (аллогенез) и интерзональном промежутке (арогенез) (по А. Н. Северцову, с усложнением) (схема)

пы по пути аллогенеза может идти очень длительный период (подробнее см. гл. XVII).

Как показывает палеонтологическая летопись, из одной адаптивной зоны в другую обычно попадают лишь отдельные сравнительно немногочисленные группы. Этот переход обычно осуществляется с большой (эволюционно) скоростью, причем многие группы гибнут в этих интерзональных промежутках, не достигнув новых оптимальных адаптивных зон. Но зато даже единственная ветвь, попадая в новую адаптивную зону, вступает в новый период аллогенеза. Схематически этот процесс изображен на рис. 76.

Следует заметить, что и аллогенез, и арогенез могут быть, вероятно, разного масштаба. У предков современных птиц возникает крыло как орган полета, совершенное четырехкамерное сердце, развиваются отделы мозга, координирующие движения в воздухе, развивается теплокровность. Все эти изменения в строении и функционировании организмов мы вправе рассматривать как ведущие к арогенезу. Приспособления же пустынных, лесных, водоплавающих, горных птиц определяются более частными адаптациями, ведущими к аллогенезу. В эволюции растений возникновение проводящей сосудистой системы, эпидермы, устьиц, а также возникновение семязачатков и пыльцевой трубки (что освободило процесс оплодотворения от капельно-жидкой воды и в некотором роде соответствовало приобретению рептилиями зародышевых оболочек, также освободивших их от зависимости от водной среды) определило завоевание суши высшими растениями. Все эти изменения, без сомнения, являются адаптациями, веду-

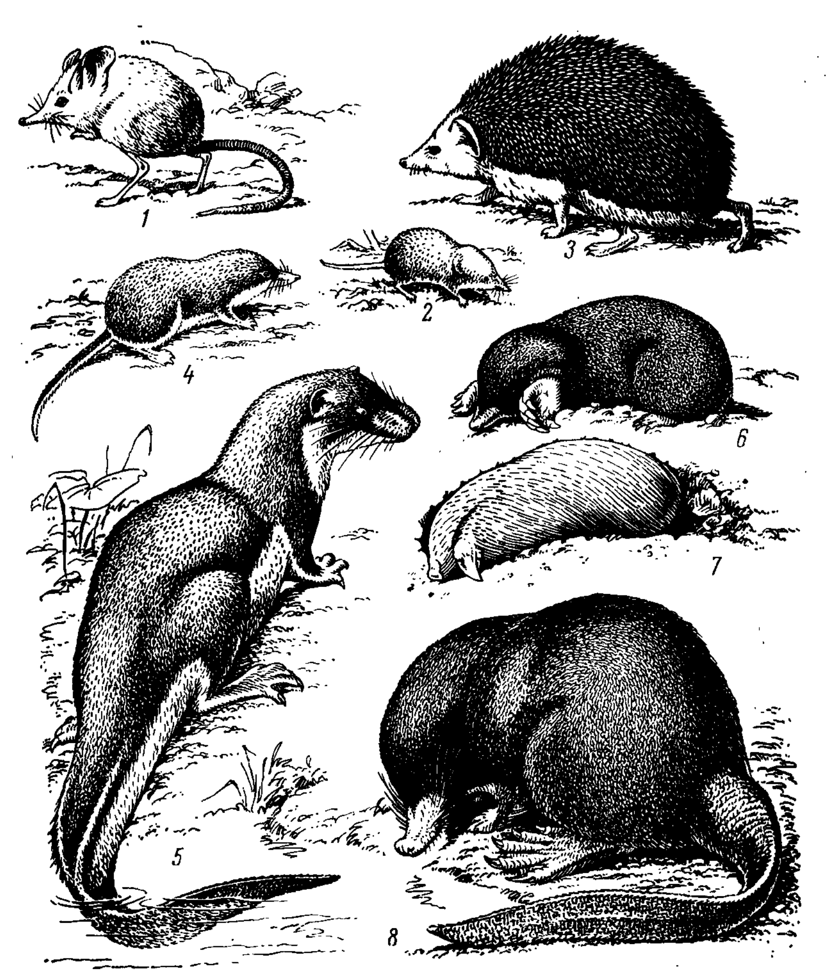


Рис. 77. Аллогенез на уровне отряда: возникновение различных экологических форм насекомоядных млекопитающих

Наземные насекомоядные: *1* — **прыгунчик** (*Macroscelides*); *2* — **землеройка** (*Sorex*); *3* — **еж** (*Hemiechinus*); земноводные насекомоядные; *4* — кутора (*Neomys*); *5* — **выдровая землеройка** (*Potamogale*); *6* — **выхухоль** (*Desmana*); подземно-роющие насекомоядные: *7* — **крот** (*Talpa*); *8* — златокрот (*Chrysochloris*). Рис. Н. Н. Кондакова из С. У. Строганова (1957)

щими к арогенезу, так же как и возникновение полового процесса, многоклеточности, таломной организации высших растений, возникновение специальных органов фотосинтеза (Тахтаджян, 1966). Но, вероятно, можно найти изменения, ведущие к арогенезу и аллогенезу и на уровне отдельных отрядов (рис. 77), семейств, родов и видов (Матвеев, 1967; Северцов, 1972).

И арогенез, и аллогенез представляют собой лишь разные этапы общего единого процесса эволюции группы. Важно отме-

тить также, что эти этапы следуют в определенном чередовании: после начала периода аллогенеза может наступать период арогенеза; арогенез, как правило, завершается периодом аллогенеза. Следует отметить также и то обстоятельство, что возникновение изменений двух типов — арогенеза и аллогенеза — является обычными адаптациями к конкретной среде. Лишь в будущей эволюции группы выяснится, что одни из них оказались перспективными и обеспечивающими переход в иную адаптивную зону, а другие — менее перспективными, хотя и обеспечивавшими выживание данной группы в прежних условиях.

В последнее время неоднократно делались попытки выделить различные типы эволюционных модусов, помимо описанных выше двух основных. Здесь надо лишь отметить, что твердо установленным к настоящему времени можно считать наличие лишь двух главных типов в процессе развития всякой группы: эволюции типа арогенеза и эволюции типа аллогенеза.

Дивергенция, параллелизм и конвергенция

Своеобразными формами эволюции групп, в основе которых лежат уже рассмотренные выше принципы аналогии и гомологии органов, признаков и свойств, являются дивергентное, конвергент-

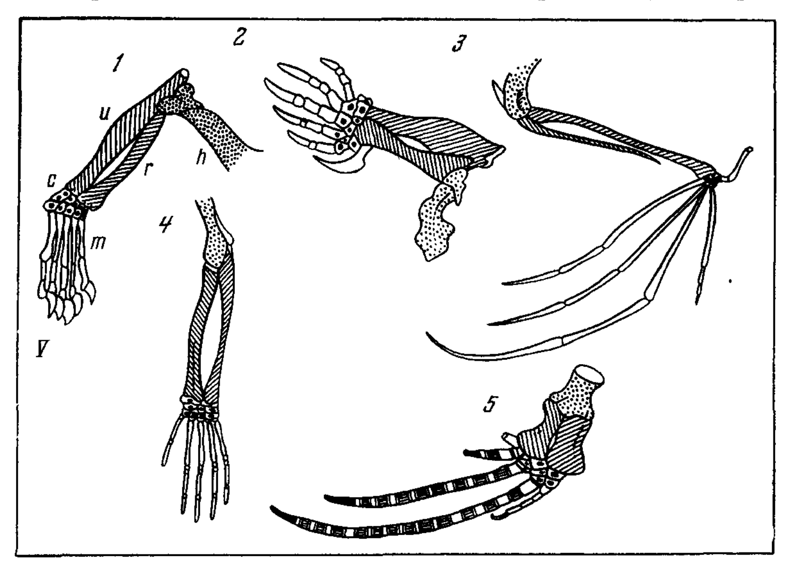


Рис. 78. Различная форма передних конечностей млекопитающих, возникшая дивергентно, на основе гомологичных зачатков

1 — стопоходящая конечность носухи (*Nasua*); *2* — роющая конечность крота (*Talpa*); *3* — летательная конечность летучей собаки (*Pteropus*); *4* — хватательная конечность обезьяны (*Macaca*); *5* — плавательная конечность зубатого кита (*Grampus*); *h* — humerus; *c* — carpalia; *m* — metacarpalia; *r* — radius; *u* — ulna (из Северцова, 1939)

ное и параллельное развитие. В свое время Ч. Дарвин выдвинул принцип дивергенции признаков (и соответственно групп, несущих эти признаки) как прямое следствие разного давления и направления отбора в разных условиях существования, как главный путь увеличения «суммы жизни» через увеличение многообразия форм. Видообразование далеко не всегда носит характер расчленения (филогенетической дифференцировки), во многих случаях один вид превращается со временем в другой, не давая новых ветвей. Однако в дочернем виде происходит накопление

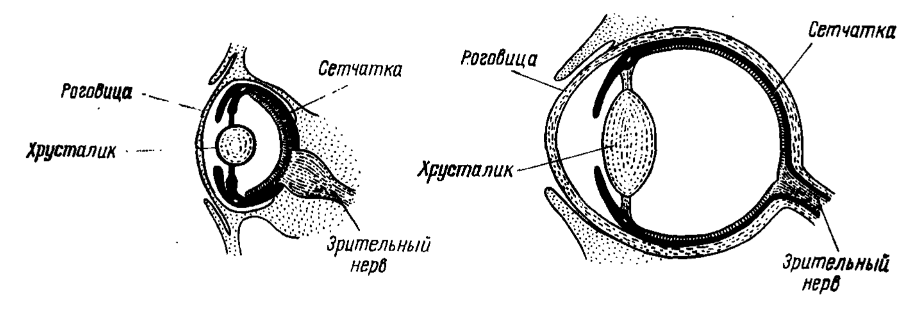


Рис. 79. Пример конвергентного сходства в строении глаз позвоночных животных и головоногих моллюсков. Схема строения глаза (вертикальный разрез) головоногого моллюска и млекопитающего (из Даудесвелла, 1960)

новых мутаций, новых признаков и с этой точки зрения любые преобразования органов и их частей у потомков всегда являются дивергентными по отношению к гомологическим органам и их частям у предков. Ясно, что дивергенция группы определяется онтогенетической дифференцировкой гомологичных органов и в конечном счете генотипической дифференцировкой. Можно говорить о дивергенции парных конечностей в пределах отдельных групп позвоночных (рис. 78), поскольку в основе этого процесса лежит преобразование гомологичных структур (и более чем вероятно — гомологичных групп генов). Однако бессмысленно говорить о дивергенции органов движения кишечнополостных, членистоногих, иглокожих и хордовых, поскольку эти органы у всех перечисленных групп представлены негомологичными образованиями. Процесс дивергенции групп — один из важнейших эволюционных процессов, лежащий в основе филогенетических дифференцировок (см. гл. XIV), так же как и в основе одного из главных типов эволюции групп — аллогенеза.

Конвергенция, конвергентное сходство групп и организмов в случае развития внешне сходных образований из негомологичных закладок — это как бы сравнительно-анатомический принцип аналогии, «выходящий» на уровень эволюции групп. Роющие конечности крота и медведки приводились выше как пример аналогичных органов, связанных с выполнением сходных функций;

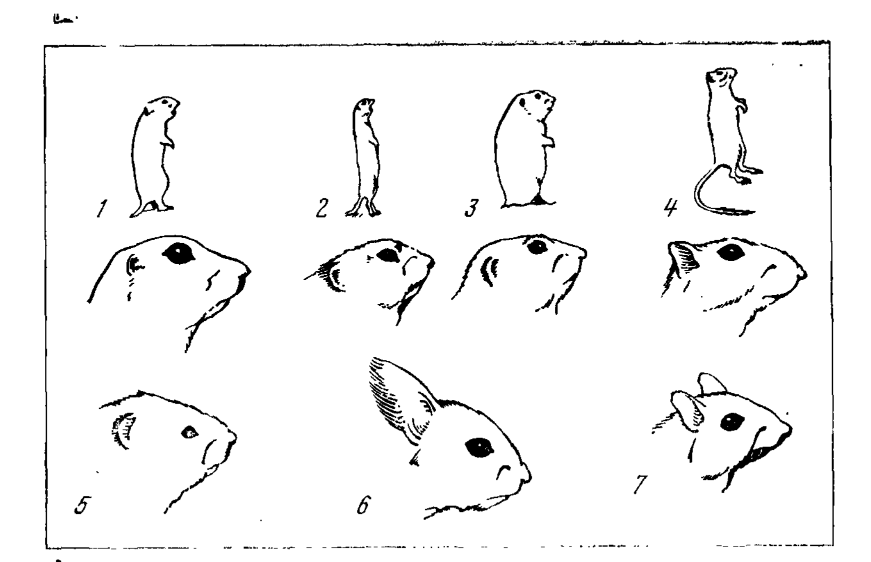


Рис. 80. Пример параллелизма в поведении и общем облике: поза «стояния столбиком» и характерное для грызунов открытых пространств расположение глаз на голове, в нижнем ряду — родственные формы в других биотопах

1 — малый суслик (*Cytellus pigmaeug*); *2* — полевка Брандта (*Microtus brandti*); *3* — желтая пеструшка (*Lagurus luteus*); *4* — большая песчанка (*Rhombomys opimus*) и ближайшие родственные формы с иным образом жизни; *5* — обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris*); *6* — восточная полевка (*Microtus maximovichii*); *7* — полуденная песчанка (*Meriones meridianus*); средний ряд: *C. pygmaeus*, *M. brandti*, *L. luteus*, *R. opimus* (по Смирину, Орлову, 1971)

сходство кротов и медведок по этим органам возникло конвергентно. При конвергентной эволюции затрагиваются сходными изменениями обычно немногие из систем органов в организме (рис. 79). Сходно направленное давление отбора при освоении сходных адаптивных зон ведет к возникновению аналогичных признаков и органов и соответственно определяет конвергенцию групп.

Кроме кратко охарактеризованных только что принципов конвергенции и дивергенции, в развитии групп выделяется еще один, промежуточный принцип параллелизма, или параллельного развития. Дивергенция осуществляется на основе эволюции гомологичных органов, конвергенция — на основе эволюции аналогичных органов; параллелизм — конвергенция, осуществляющаяся на основе эволюции гомологичных органов. Параллелизм обычно понимается как процесс развития группы, связанный с независимым приобретением сходных признаков и свойств, развивающихся на основе гомологичных зачатков (рис. 80). Сходство осевого скелета ихтиозавра и дельфина — параллелизм (развивается на основе явно гомологичных зачатков позвоночного столба), и сходство в строении зубной системы этих форм — параллелизм (зубы у обе-

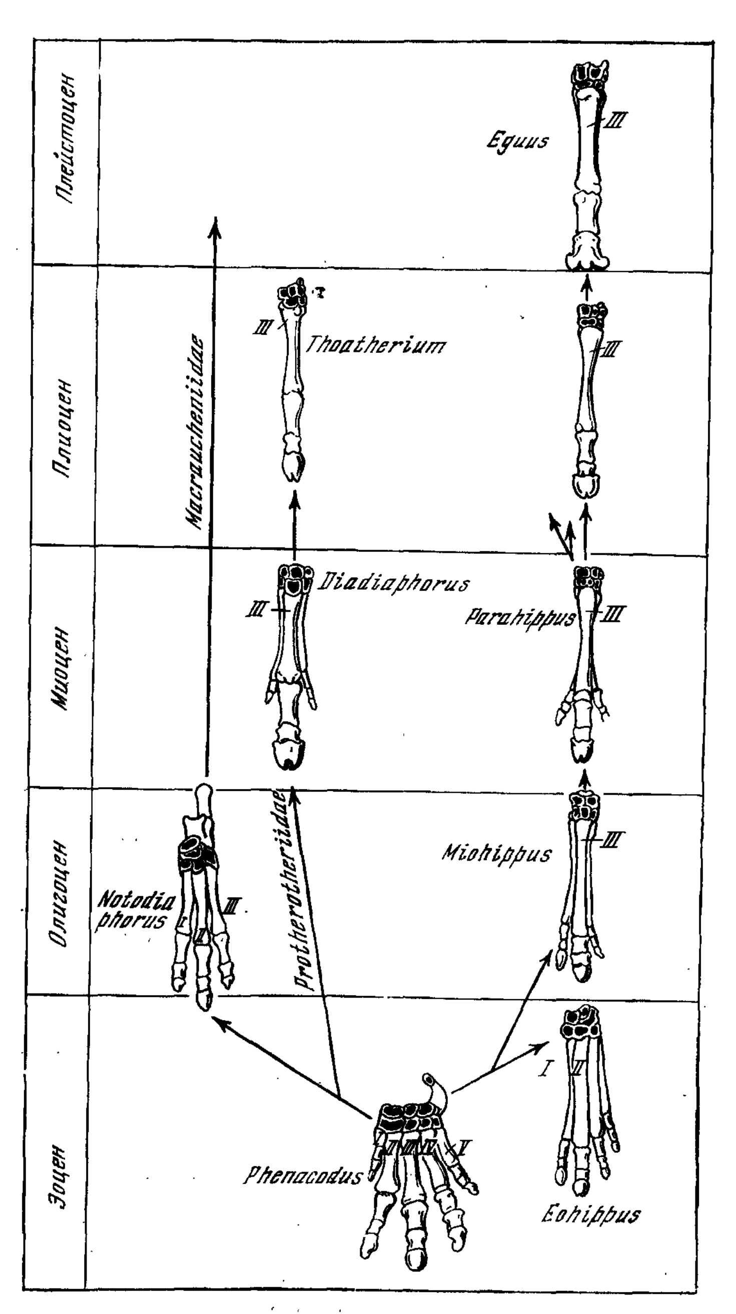


Рис. 81. **Параллелизм в развитии конечностей лошадиных (Equidae) в Арктогее и литоптерн (Litopterna) в Неотропической области**

Notodiaphorus — задняя конечность, остальные роды — передняя конечность. *I—V* — пальцы (ориг., составлено по данным Тениуса, Хофера, 1960; Пивто, 1958)

их групп развиваются на основе гомологичных зачатков). Классический пример параллельного развития дает филогения непарнокопытных (*Peryssodactyla*), эволюировавших в Арктогее, и южноамериканских литоптерн (*Litopterna*), одновременно с ними осваивавших ту же адаптивную зону в Южной Америке (рис. 81). Это пример синхронного параллелизма, в ряде других случаев наблюдаются асинхронный параллелизм и конвергенция (например, в случае сходства ихтиозавров и дельфинов). Можно сказать, что во всех полно изученных палеонтологических группах мы встречаемся со многими поразительными примерами широкого распространения явлений параллельного развития. Саблезубость (рис. 82) независимо (но несомненно, на сходной онтогенетической основе) возникала у сумчатых кошек (*Marsupialia*), в разных семействах хищных млекопитающих (*Felidae*, *Machairodontidae*) и, наконец, в разных подсемействах кошачьих (*Felinae*, *Nimravinae*). Параллельные преобразования на основе гомологических рядов изменчивости Н. И. Вавилова установлены для пищеварительной системы грызунов (Воронцов, 1967), моллюсков.

Точное выяснение характера развития группы (параллельного или конвергентного) на одном лишь палеонтологическом материале порой чрезвычайно затруднено, существенную помощь здесь может оказать комплексный анализ разных уровней гомологии в различных системах органов, который лежит в основе явлений «перекреста специализации» Л. Долло и принципа гетеробатмии А. Л. Тахтаджяна.

5. Некоторые эмпирические «правила» эволюции групп

К сожалению, в эволюционной и палеонтологической литературе с легкостью устанавливается неопределенно большое число различных «законов», «закономерностей» и «правил». Часть этих «законов» и «правил» являются эвристически полезными эмпирическими обобщениями. В отношении феноменологии в эволюции групп мы ниже отметим лишь два эмпирических «правила»: необратимости эволюции и прогрессивной специализации и происхождения новых групп от неспециализированных предков.

Правило необратимости эволюции

Эмпирическое обобщение о необратимости эволюции (Dollo, 1893) утверждает, что эволюция является процессом необратимым, и организм не может вернуться к прежнему состоянию, уже «осуществленному» в ряду его предков.

В эволюционной литературе неоднократно дискутировалось «правило Долло» о необратимости эволюции; это было характерно для «догенетического» этапа в развитии эволюционного уче-



Рис. 82. Возникновение саблезубости как пример параллелизма разного масштаба в развитии групп

1 — Сумчатый саблезубый «тигр» *Thylacosmilus* (плиоплейстоцен, Австралия); 2—4 — настоящие саблезубые хищные кошки: 2 — *Smilodon* (плейстоцен, Старый Свет); 3 — *Dinictis*, Felidae, Nimravinae (олигоцен, Сев. Америка); 4 — *Neofelis*, Felidae, Felinae (совр. Арктогея) (по Тениусу, Хоферу, 1960)

ния. Теперь совершенно ясно, что каждое вышедшее на историческую арену жизни эволюционное изменение представляет собою комбинацию многих независимо возникавших и подхваченных отбором при становлении соответствующей группы мутаций, а иногда и комплексных перестроек генома (хромосомных аберраций, полиплоидии и анеуплоидии). Поэтому ясно, что практически невероятным было бы точное «возвращение» по всем ступеням мутационных изменений назад к исходному типу. Такой «возврат к исходной форме» практически возможен лишь для генетически наиболее простых внутривидовых таксонов, образовавшихся в результате частичной изоляции форм, отличающихся одной или немногими мутациями от исходной. Существование обратных мутаций (см. раздел «Гомология и аналогия» этой главы) приводит к выводу о возможной обратимости признаков в филогенезе, причем повторно возникшие признаки могут быть гомологичны (на генетическом уровне) ранее исчезнувшим. Эти данные подтверждают предположение П. П. Сушкина (1915), допускавшего обра-

тимость отдельных признаков в филогенезе. Но следует ли из признания возможной обратимости признаков в филогенезе признание обратимости эволюционного процесса? Конечно, нет. Ведь даже близкие виды отличаются друг от друга множеством признаков; даже изменение немногих генов ведет (благодаря корреляциям, координациям, плейотропии) к существенным изменениям фенотипов особей, контролируемых отбором. Эволюируют не особи, а популяции: отбираются не признаки, а их комплексы; контролируются отбором не гены, а генные комплексы. Вот почему обратная мутация по данному признаку может привести к повторному возникновению данного признака, но не генотипа в целом, к вторичному появлению данного признака, но не фенотипа в целом.

В основе необратимости эволюции лежат вероятностные процессы. Статистически вероятно повторное возникновение мутаций; вероятно даже повторное возникновение общих направлений и давлений отбора, благоприятствующих ее сохранению и накоплению, но статистически невероятно повторное возникновение ранее исчезнувших генных комплексов однажды утерянных фенотипов. Благодаря возможности возникновения обратных мутаций и, главное, благодаря вторично возникающей возможности интенсивного смешивания и скрещивания обратимость вышеупомянутых простейших внутривидовых процессов формообразования теоретически осуществима; но, совершенно ясно, что «правило Долло» имеет в виду макроэволюционные изменения, исключающие прежде всего возможность нивелировок путем скрещивания и, как уже выше было сказано, связанные с абсолютной невероятностью последовательного многоступенчатого точного обратного мутирования.

Правило прогрессивной специализации

Известный палеонтолог Ш. Депере (Deperet, 1907) сформулировал эмпирическое обобщение о прогрессивной специализации. Это обобщение сводится к тому, что часто группа организмов, вступившая на путь специализации, в дальнейшем будет идти все дальше по тому же пути. Группа, приобретшая в своей организации черты специальных приспособлений к определенным условиям среды, часто в результате борьбы за существование будет дальше приспосабливаться к сходным, но более крайним условиям.

Общеизвестными частными случаями правила прогрессивной специализации являются, например, правила прогрессивного увеличения или уменьшения размеров тела в процессе эволюции некоторых групп организмов. У ряда теплокровных позвоночных наблюдается увеличение размеров тела, связанное с уменьшением относительной поверхности тела в более холодных регионах; это объясняется выгодой (подхватываемой отбором) меньшей поверхности излучения тепла. У некоторых рептилий и млекопитающих

наблюдалось прогрессивное увеличение размеров тела связанных трофическими цепями хищников и их жертв; это объяснялось преимуществом крупных размеров как при защите, так и при нападении. У грызунов, ведущих подземный образ жизни, наблюдалось эволюционное уменьшение размеров; сопряженное с этим уменьшение размеров наблюдалось и у хищника ласки (*Mustela nivalis*), позволявшее ей проникать за добычей в узкие норы грызунов. Таких эмпирических «правил» разными авторами описано довольно много, особенно в палеонтологии. Выделяемые эмпирически эволюционные «правила» имеют относительное значение, и характер эволюции зависит в конечном счете от самых общих связей организмов группы с элементами биотической и абиотической среды при постоянном контроле отбора, идущем в конечном счете на уровне микроэволюционных взаимодействий внутри популяций и биогеоценозов.

В отличие от правила необратимости эволюции, правило прогрессивной специализации по самому существу своему относительно. Действительно, в известном смысле слова, любое приспособление можно назвать специализацией; но приспособлений может возникать несколько, и они могут терять адаптивное значение при превышении некоторой количественной границы. Прогрессивная специализация, как своего рода автоматически все далее и далее протекающий процесс, характерна лишь либо для признаков, эволюционно медленно осуществляющих свое адаптивное значение (эволюция конечностей в эволюции лошадиных), либо для случаев достижения такой степени специализации формы, при которой по морфо-физиологическим причинам резко сокращается эволюционная пластичность (что часто является причиной вымирания филумов при изменении условий в их адаптивной зоне).

Частным случаем правила прогрессивной специализации является *Правило происхождения новых групп от неспециализированных предков.*

Это эмпирическое обобщение (Cope, 1904) заключается в том, что обычно новые крупные группы организмов берут свое начало не от высших представителей предкового класса, а от сравнительно примитивных, неспециализированных. Так, например, млекопитающие возникли не от высокоспециализированных форм рептилий, а от мелких неспециализированных, находившихся, вероятно, в достаточно жестких условиях борьбы за существование. Аналогичным образом голосемянные растения возникли не от специализированных, а от примитивных палеозойских прапапоротников. Ныне процветающая группа цветковых растений возникла не от специализированных голосемянных, а от примитивных предков, занимающих промежуточное положение между сменными папоротниками и беннетитовыми (Тахтаджян, 1966). Отсутствие специализации определило, вероятно, возможность возникновения приспособлений принципиально иного характера,

чем уже существующие в группах. Этому в высшей степени должна была способствовать жестокая борьба за существование, которую вынуждены вести такие неспециализированные группы. Но в историческом плане именно эти жесткие требования среды и приводят группу на путь арогенеза, вызывают к жизни приспособления, которые потом оказываются перспективными. Это правило логически связано с только что сказанным выше о сокращении эволюционной пластичности в результате слишком далеко зашедшей прогрессивной специализации.

Следует подчеркнуть, что прогрессивная специализация затрагивает лишь отдельные органы, причем нередко в пределах одной биологически координированной системы органов (например, пищеварительной системы) быстро эволюируют одни органы (например, зубная система), тогда как другие органы (например, желудок и кишечник) могут оставаться неспециализированными. При этом изменение одних органов в связи с новыми требованиями среды компенсирует длительное отставание темпов преобразования других органов. Существенно подчеркнуть, что в природе, наряду с тесной корреляцией органов друг с другом (на что в первую очередь со времен Ж. Кювье обращают внимание биологи), существует и некоторая «доля свободы», относительной независимости и отсутствует абсолютно полная корреляция между органами. Такое положение ведет к тому, что даже стенобионтные, узкоприспособленные формы при смене условий существования не обязательно обречены на вымирание. Благодаря неравномерности темпов преобразования органов у этих видов остаются малоспециализированные особенности, которые при смене условий существования могут развиваться в направлении, противоположном тому, в котором ранее развивались компенсирующие органы. Узкая специализация всех органов данной системы (если таковая вообще существует) создавала бы условия для процветания группы сейчас, но она же приводила бы к бесперспективности группы в эволюционном плане. Положение о том, что принципиально новые группы — родоначальники крупных таксонов — происходят от генерализованных, а не от узкоспециализированных форм, справедливо лишь в самой общей форме.

* * *

Вышеупомянутые «правила» макроэволюции групп явно неравноценны. Лишь правило необратимости эволюции может быть названо одним из «законов эволюции». Мы видели выше, что на макроэволюционном уровне точное обратное повторение осуществленного, комплексного, включающего многократные и различные изменения генотипа эволюционного процесса невозможно, исходя из самых общих вероятностных соображений. Правило прогрессивной специализации носит относительный характер и на больших отрезках времени, в пределах крупных таксонов может и не осуществляться. В сформулированной выше интерпретации эти

основные эволюционные правила прекрасно укладываются в наши современные представления о механизмах, управляющих эволюционным процессом.

6. О моно- и полифилии

Рассмотренные выше процессы конвергентного и дивергентного развития группы имеют самое непосредственное отношение к определению формы происхождения той или иной исследуемой группы: группа, состоящая только из дивергировавших форм, монофилетична, группа, включающая конвергентно развивавшиеся формы, полифилетична. Доведенная до крайности концепция монофилии требовала бы признания возникновения нового вида от одного подвида и, в конечном итоге, от одной особи.

Установление полифилии стало, пожалуй, модой. Признано, что грызуны (Glires) — сборная группа и распадаются на два самостоятельных отряда: зайцеобразных (Lagomorpha) и двурезцовых (Rodentia). Обсуждается вопрос о полифилетическом происхождении китообразных (Cetacea) и о разделении их на два отряда Mysticeti и Odontoceti. Говорят не только о сборном характере группы Edentata, но и о полифилии ластоногих (Pinnipedia); широко распространено мнение о полифилетическом происхождении классов млекопитающих и рептилий. Думается, что если последовательно применять концепцию строгой монофилии ко всем таксонам выше семейства, то мы вскоре сможем прийти к выводу о полифилетичном происхождении всех больших систематических групп, поскольку совершенно естественно, что группа родственных видов на уровне семейства часто может развиться не из одного, а из нескольких предковых видов. Ясно, что у родственных видов, родов, семейств сохраняются общие, гомологичные гены и целые группы генов, и они могут гомологично мутировать. В сходных условиях существования вектор отбора может быть сходным и приведет к сохранению гомологичных мутаций, возникающих у ранее дивергировавших по другим признакам форм. Называть такую группу родственных форм полифилетичной нет оснований. Например, вся система признаков, отличающих амфибий от рептилий, результат сохранившихся бесчисленных комбинаций неоднократно возникавших мутаций. Естественно, что переход от амфибийного «уровня организации» к рептилийному не был одновременным по всем главным признакам: сеймурии, например, образовывали причудливую «смесь» особенностей обоих классов (Шмальгаузен, 1964), немало амфибийных черт сохраняли и котилозавры. Таким образом, «прорыв» на новый уровень организации был совершен, по крайней мере, в двух разных группах амфибий. Существенно однако то, что обе эти группы происходили лишь от одной из ветвей амфибий, а именно от антракозавров. Несомненно, что члены одной линии амфибий обладали значительным числом гомологичных групп генов; гомоло-

гичные мутации и сходные векторы отбора привели к параллельному «прорыву» разных потомков антракозавров на следующий уровень организации. У рептилий, принадлежавших к одной из ветвей — тероморфам — также было несколько «попыток прорыва» на уровень теплокровности. Но всех потомков этой группы со звериными чертами мы считаем млекопитающими. При дивергенции видов по частным признакам (аллогенез) общность генного состава разошедшихся форм, по-видимому, может сохраняться весьма долго. Переход в другую адаптивную зону (арогенез) может затрагивать одновременно не один, а многие виды, принадлежащие даже к разным семействам исходного класса. В итоге могут возникнуть формы, столь резко отличные по кардинальным чертам организации, что мы можем впоследствии отнести их к новому отряду или даже классу. Однако вряд ли правильно говорить в таком случае о полифилии в происхождении всей крупной новой группы: сама возможность гомологичного мутирования и параллельного развития потомков некогда дивергировавших форм была вызвана в конечном итоге общностью происхождения.

Таким образом, правомочно говорить о полифилетическом происхождении форм какого-либо таксона лишь в том случае, если удается показать, что они произошли от разных таксонов такого же систематического ранга. Например, если бы одна ветвь млекопитающих происходила от рептилий, а другая — непосредственно от амфибий, то можно было бы говорить о полифилетическом происхождении млекопитающих. Но при этом не надо забывать, что трудности установления рангов таксонов на палеонтологическом материале, как правило, выше, чем при работе с современными организмами, поэтому выводы о полифилии в развитии крупных групп организмов надо делать с большой осторожностью и после обстоятельного сравнительного анализа, включающего исследование не только одних современных или одних ископаемых форм.

Сказанное выше относилось к высшим систематическим категориям. На уровне же таксонов низшего ранга нам известны случаи заведомой полифилии. Гибридное происхождение многих аллополиплоидных видов растений доказано экспериментально. Полифилетичны и многие так называемые полиплоидные комплексы (см. гл. XVII). Все эти случаи служат примерами настоящей полифилии, поскольку исследуемый таксон образован из двух или нескольких таксонов того же ранга. Однако нельзя говорить о полифилетическом происхождении отряда ластоногих на основании того, что разные семейства ластоногих произошли от разных семейств отряда хищных. Может быть, в таком случае лучше говорить о *парафилии* — параллелизме в развитии групп. Несомненно, что отказ от концепции «строгой монофилии» в отношении крупных таксонов и четкое разграничение понятий полифилии и парафилии поможет внести ясность в филогенетические исследования.

7. Филогенетические дифференцировки

Под филогенетической дифференцировкой понимается расчленение единой группы на две или несколько в той или иной степени константных и независимых групп. Глубокий биологический смысл такой филогенетической дифференцировки — в неизбежно более полном использовании среды обитания (в смысле полноты или насыщенности жизнью в понимании Ч. Дарвина). Возникновение новой формы видового ранга есть существеннейший момент в эволюционном процессе, так как именно тут и происходит прекращение нивелировки различий, достигнутых отдельными популяциями или группами популяций, происходит закрепление этих различий, которые в свою очередь начинают определять особенности дальнейшей эволюции группы, прежде всего трансформируя вектор отбора.

Возникновение любого специализированного приспособления к среде (адаптации) обычно является онтогенетической дифференцировкой. Можно сказать, что онтогенетическая дифференцировка служит той реальной основой, на которой происходят многие или большинство филогенетических дифференцировок. Теоретически возможны случаи, когда филогенетическая дифференцировка происходит более или менее случайно, как, например, при возникновении полиплоидных видов ряда растений. В этом случае можно сказать, что направление филогенетических дифференцировок было определено генотипической средой, определившей возможность возникновения геномных мутаций. В целом надо признать, что направление филогенетических дифференцировок определяется, с одной стороны изменением среды обитания (влияющим на протекание элементарных микроэволюционных процессов), а с другой — существованием в скрытом виде онтогенетических дифференцировок разного масштаба и плана, определяющих реакцию организма на изменение среды.

Процесс филогенетической дифференцировки является одной из наиболее характерных особенностей всего процесса эволюции организмов. Из дискретности жизни, конвариантной редупликации, наследственных кодов, наличия гетерогенных популяций у всех видов и давления на популяции различных элементарных факторов, естественно, следует (как было показано в гл. IX—X) неизбежность или, во всяком случае, возможность образования из одной формы двух или нескольких. Усложнение, дифференцировка среды (в первую очередь всех уровней биотической среды) — постоянная характеристика основных стволов развития живой природы. И в этом всеобщем процессе усложнения среды филогенетические дифференцировки, основанные на онтогенетических дифференцировках, очевидно, определяют и важные стороны явления эволюционного прогресса, особенно в его «неограниченной» форме, объективно выражающиеся в повышении относительной независимости от варьирующих давлений среды (см. гл. XVI).

Существеннейший этап видообразования, т. е. возникновения форм, не скрещивающихся и не смешивающихся в природных условиях, неизбежно влечет за собой и расхождение дальнейших путей онтогенетических дифференцировок этих видов; последнее неизбежно вносит в филогенетическую дифференцировку принцип иерархичности. Все это ведет к образованию того, что мы называем филогенетическими системами живых организмов, иллюстрирующими общие пути протекания эволюционных изменений. Следует еще заметить, что при рассмотрении видов, с одной стороны, и более высоких таксономических категорий — с другой, необходимо считаться с одним принципиальным различием. Рецентные виды мы можем непосредственно рассматривать, оценивать их относительное сходство и различие и группировать в роды, семейства и т. д., привлекая (или нет) всегда неизбежно неполный палеонтологический материал. Выделение и оценка родов связана с существенными дополнительными трудностями. Критерием выделения родов в большинстве случаев не могут служить сколько-нибудь существенные различия отдельных морфофизиологических признаков; остается группировка по принципу общей относительно большей или меньшей морфо-физиологической близости по комплексу признаков, в оценке которой всегда возможен субъективизм исследователя. Хиатусы (по строению) между группами близких видов могут отражать «истинное» филогенетическое происхождение (в смысле более раннего или более поэднего отделения от общего ствола) или же «случайное» с точки зрения сравнительной систематики (из-за вымирания промежуточных форм). Это же относится к подразделениям на «политипические» и «монотипические» (или близкие к таковым) роды: монотипия может либо быть филогенетически обоснованной в самом процессе возникновения тех или иных видов, либо быть вторичной и обусловленной разными темпами вымирания видов в пределах разных близких родов. Дело упрощается с переходом к более высоким таксонам, где на первый план выступают не столько хиатусы по комплексам второстепенных признаков, сколько различия по тем или иным уровням «типов строения».

При наличии постоянно протекающих процессов адаптаций и дивергенции нескрещивающихся форм (специальные случаи вторичной конвергенции не нарушают это правило) в ходе эволюционного процесса филогенетическая дифференцировка неизбежно должна приводить к формированию филетически обоснованной иерархической системы форм.

8. Общий характер эволюционного процесса

В конце этой главы для характеристики общих черт процесса эволюции мы попытаемся рассмотреть общее содержание эволюционных дифференцировок и коснемся вопроса о так называемой направленности эволюционного процесса.

Общее содержание эволюционных дифференцировок

Разберем некоторые общие черты, характеризующие онтогенетические и филогенетические дифференцировки в эволюционном плане.

Дифференцировка целого неразрывно связана с интеграцией. Как показал И. И. Шмальгаузен (1938), устанавливающееся взаимодействие между продуктами онтогенетической дифференцировки дает начало новой системе с новыми качествами, определяющими дальнейшую дифференцировку и новую интеграцию на новом, более высоком уровне. Аналогичное явление интеграции частей на новом, более высоком уровне и установление новых связей, вновь ведущих к дальнейшей дифференцировке и интеграции на дальнейшей ступени сложности всей группы, вероятно, должно наблюдаться и в процессе филогенеза.

Из одного исходного вида могут возникать два или несколько, составляющие тесный пучок форм (род); эти пучки могут в свою очередь быть объединены в общий более или менее сложный ствол (семейство); отдельные такие стволы — в еще более крупные конгломераты, связанные общностью происхождения и соответственно общими чертами строения. Род, семейство, отряд, класс, конечно же, должны отражать поэтому реальные группировки видов, а не фикцию систематиков (рис. 83). Однако ясно, что эти реальности совершенно другого качества, чем вид (и, вероятно, различны по содержанию, как и вид, в разных крупных группах организмов). Целостность рода, семейства и других таксонов выше вида определяется уже не собственной эволюционной судьбой, как у вида, а принципиальным единством «плана строения» и образованием сходных в общем, хотя и неизбежно различных в бесчисленных мелких деталях, экологических ниш, часто в пределах одной адаптивной зоны.

В качестве другого важного и общего свойства дифференцировок в эволюции нужно рассматривать их общий адаптивный характер: и онто-, и филогенетические дифференцировки являются, по сути дела, выражением реакций организмов на изменения в среде, результат которой определяется как строением организма (т. е. по существу — прошлой историей вида), так и теми конкретными условиями, которые существуют в данный момент развития группы. Возникновение новых видов может рассматриваться как более глубокое и эффективное использование данной адаптивной зоны определенной группой, возникновение любого свойства или органа особи является выражением того же общего принципа более глубокого, дифференцированного, а значит, и более эффективного использования среды в целом.

Возникновение онтогенетических дифференцировок всегда является длительным процессом (от появления отдельных адаптаций до закрепления их в качестве оформленных дифференцировок проходят, вероятно, многие сотни поколений), и такой дли-

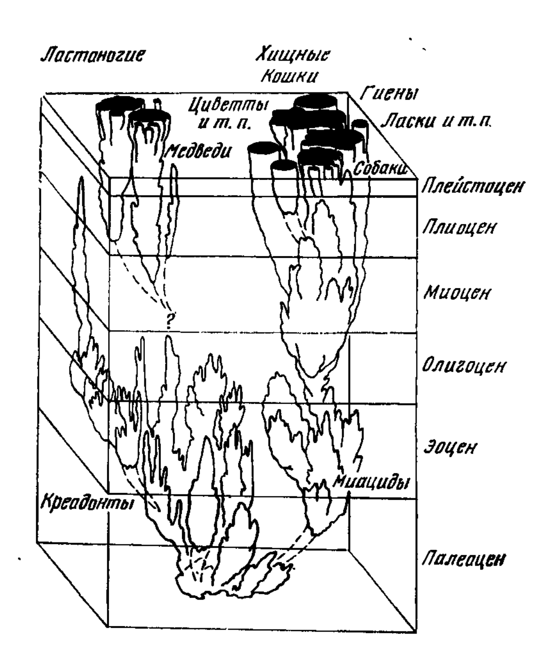


Рис. 83. Филогенетическое древо основных групп хищных млекопитающих (из А. Кэйна, 1958)

тельный процесс неизбежно может протекать лишь под влиянием векторизованного во времени и пространстве фактора. Единственным известным нам эволюционным фактором такого рода является естественный отбор. Кроме отбора, в процессе закрепления появившихся дифференцировок — особенно это относится к филогенетическим дифференцировкам — огромную роль играет изоляция, которая, в отличие от отбора, не имея определенной направленности, всегда обладает протяженностью действия во времени.

Важной общей характеристикой дифференцировок в эволюции выступает подробно рассмотренное и вскрытое в отношении онтогенетических дифференцировок И. И. Шмальгаузеном (1938) свойство аккумуляции дифференцировок общего значения. В процессе эволюции все узкие сверхспециализированные дифференцировки, связанные с сугубо частными адаптациями и приспособлениями к очень ограниченной среде, неизбежно уступают место более общим, имеющим важное адаптивное значение в самых разнообразных условиях среды. Этот процесс является основой замены частных приспособлений все более общими и совершенными и является одной из важных характеристик прогрессивного развития. Однако процесс аккумуляции дифференцировок общего значения, вероятно, распространяется и на филогенетические дифференцировки (в результате видовой биологической изоляции, которая стимулирует межвидовую конкуренцию и межвидовой отбор).

8. Направленность и ограниченность эволюционного процесса

Мы часто подчеркиваем исключительно высокую приспособляемость групп, приводим примеры крайне широких вееров аллогенезов, в результате чего может создаться впечатление о безграничных возможностях эволюционного процесса, о принципиальной возможности занятия представителями какой-либо группы любой адаптивной зоны. На самом деле это не так.

Давление среды может привести и привело грызунов к подземному, древесному, речному образу жизни, но несмотря на наличие значительных запасов растительных кормов мы не знаем морских грызунов. Что это, случайность? Акуловые рыбы могут жить на значительных глубинах и в поверхностных слоях морей, в открытом море и на мелководье, но очень редки в пресных водах — у них иной тип водно-солевых отношений со средой, нежели у костистых рыб, и эта адаптивная зона для них почти закрыта.

Специальные приспособления позволили земноводным не только освоить пресные воды, но и проникать далеко в глубь пустынь, известны даже планирующие древесные лягушки, однако ни один вид земноводных не живет в морях — в той среде, в которой жили предки амфибий. Особенности организации земноводных — наличие кожно-легочного дыхания, особый тип осморегуляции — делают невозможным завоевание ими этой адаптивной зоны. Вернувшиеся впоследствии в моря потомки амфибий — рептилии (плезиозавры, ихтиозавры и некоторые крокодилы) — по своей организации резко отличны от своих предков.

Эволюционный процесс связан не только с приобретением новых особенностей, не только с расширением возможностей освоения новых адаптивных зон, но и с появлением системы запретов, не позволяющей на данном генотипическом и морфо-физиологическом уровне организации осваивать определенные среды. Если мы возьмем большой таксон, то для него в целом число запретов окажется ограниченным. Обычно чем ниже ранг таксона, чем выше специализация его форм, тем больше число запретов, тем у́же возможности аллогенеза.

Зная системы «запретов», зная направление давления отбора, изучая закономерности эволюции параллельных таксонов в сходных условиях, мы можем с той или иной степенью точности предсказать направление эволюции данной группы. Озерная лягушка (*Rana ridibunda*) — один из существеннейших вредителей рыбного хозяйства в дельте Волги, пожирает в огромных количествах молодь рыб (Маркузе, in litt.), но этот вид не сможет стать вредителем рыбного хозяйства в условиях Каспия.

Система «запретов» лежит в основе эволюции, производящей впечатление направленной. Палеонтологи при изучении последовательно сменявшихся флор и фаун приводят много примеров

такой эволюции, которая внешне может выражаться в определенном, направленном развитии каких-то признаков и свойств (сводка у Дж. Симпсона, 1944). Ни в одном из достаточно полно изученных случаев не было безупречно доказано существование такой направленности эволюции и, напротив, всегда открывалась картина типичного развития типа аллогенеза с элиминацией большей части ветвей филогенетического древа. Ограниченность палеонтологического материала и наличие ограничений в онтогенезе и филогенезе всякой группы полностью объясняют все случаи направленного развития, которым не раз придавалось идеалистическое объяснение, начиная с теории ортогенеза Т. Эймера (Eimer, 1897), выдвинутой в конце прошлого века, теории номогенеза Л. С. Берга (1922), взглядов О. Шиндевольфа в середине XX в. Здесь надо заметить, что при безусловно отрицательном отношении к натурфилософскому содержанию этих концепций было бы неверно отбрасывать интереснейшие группы фактов, которые и позволяют, собственно, создать материалистическую концепцию ограничений и «запретов» в эволюции и глубже понять текущие процессы макроэволюции (Мейен, 1975). Эти макроэволюционные процессы и в этом случае опять-таки оказываются основанными на процессах микроэволюции, так как именно онтогенетические потенции особей, составляющих конкретные популяции, определяют в чреде поколений возникновение филогенетических «запретов» и возможную «канализацию» процесса филогенеза. Действительно, уже на внутривидовом, генетическом уровне мы наблюдаем, что у фенотипически варьирующих признаков процент и степень выраженности их определяется вариациями как внешней, так и генотипической среды, но характер пространственного расширения или сокращения в пределах органа или части тела всегда связан с определенным генотипом. Например, на рис. 24 показаны три направления в исчезновении поперечной жилки на крыле дрозофилы в варьирующем проявлении рецессивной мутации vti; на этой карте показано географическое распределение генов-модификаторов, определяющих три типа направленности в вариации этого признака. Если в филогенез определенной группы попадает и «загружается» дополнительными генами лишь один (определяющий то или иное направление в изменчивости признака) генотип, то мы получим типичную картину эймеровского ортогенеза в изменчивости. Потенциальные возможности появления новых признаков и свойств и границы их наследственной изменчивости, естественно, определяются наличием в онтогенезе данной формы генотипически обусловленных морфо-физиологических предпосылок для формирования соответствующих признаков и свойств. Все это, несмотря на лежащую в основе эволюции неопределенную в дарвиновском смысле наследственную изменчивость, неизбежно создает известную канализацию и наличие направленных рядов в эволюционной истории организмов.

* * *

Рассмотрев в этой главе некоторые основные черты макроэволюции, мы приходим к заключению, что все они совершенно естественно интерпретируются в свете тех представлений о пусковых механизмах эволюции и видообразовании, к которым мы пришли в предыдущем разделе книги на основании рассмотрения микроэволюционных процессов.

Глава одиннадцатая

ЭВОЛЮЦИЯ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Биосфера на всем своем протяжении состоит из более или менее дискретных комплексов биотических и абиотических компонент — биогеоценозов. Иначе говоря, биогеоценозы и являются той конкретной средой, в которой протекает процесс эволюции любого вида живых организмов. Уже неоднократно подчеркивалось, что, конечно, живые организмы находятся всегда под воздействием не только определенных абиотических условий, но и сложной совокупности других видов, с которыми они находятся во взаимоотношениях взаимодействия и конкуренции; именно эти совокупности видов — биоценозы — являются средой протекания межвидовой борьбы (в широком смысле этого слова) и связанных с нею бесчисленных проявлений отбора.

Взаимосвязанные в биоценозе виды, естественно, оказывают всегда целый ряд воздействий на абиотические факторы в пределах биогеоценозов. Это в свою очередь неизбежно влечет за собой «обратные», измененные воздействия этих абиотических факторов на те или иные живые компоненты биогеоценозов. Такие постоянные взаимодействия биоценоза с комплексом абиотических факторов со временем неизбежно ведут к определенным изменениям в биогеоценозах.

В физико-географической среде могут в силу геологических процессов в широком смысле этого слова происходить более или менее существенные изменения. На достаточно длительных отрезках времени живые организмы, образующие биоценоз, претерпевают определенные эволюционные преобразования; это (на путях взаимодействия между живыми и косными компонентами) повлечет за собою определенные изменения и преобразования биогеоценозов. В этом смысле можно и должно говорить об эволюции биогеоценозов.

Прекрасными примерами достаточно существенных эволюционных преобразований биогеоценозов являются изменения относительно небольших континентальных водоемов, заболоченных

участков некоторых степных и пустынных регионов, сдвигов зональных границ и сукцессий фитоценозов. Следствием эволюции биоценозов являются в конечном счете грандиозные преобразования биосферы Земли. Совершенно естественно, что эволюционные изменения отдельных видов влекут за собой и связаны с соответствующими изменениями биоценозов, а это в свою очередь влияет и на признаки и свойства соответствующих биогеоценозов. Поэтому можно говорить и о темпах эволюционных изменений биогеоценозов.

Исследования такого рода, однако, очень сложны и нам не известны случаи, для которых имеются достаточно точные данные. Совершенно естественно, что хронологически достаточно точные сведения о смене палеогеографических ландшафтов позволяют в общих чертах судить и о неизбежных, сопряженных с ними изменениях в составляющих эти ландшафты биогеоценозах. Но это позволяет лишь создать основную наметку таких изменений. В ближайшее время в связи с развитием биогеоценологии несомненно можно будет производить оценку скорости изменения прежде всего фитоценозов; этому может способствовать развитие и уточнение споро-пыльцевого анализа.

Большой интерес будет представлять нахождение ландшафтно-биогеоценотипических изолятов разного возраста и масштаба; установление их «монофилетического» происхождения (от общего типа ландшафтов и биогеоценозов) с последующим детальным качественным, количественным и повидовым анализом соответствующих сообществ. Совершенно несомненно, что через формирование изолятов, изменения векторов отбора и уже упоминавшиеся тесные взаимоотношения между биотическими компонентами биогеоценозов будут найдены корреляции между темпами эволюции групп организмов и эволюцией сообществ. Решение этих вопросов, имеющее большое значение в связи с быстротой антропогенных изменений различных участков биосферы, должно явиться важной задачей эволюционных работ ближайшего будущего.

Глава двенадцатая

ТЕМПЫ И ФОРМЫ ЭВОЛЮЦИИ

Из рассмотрения элементарных эволюционных явлений, факторов и пусковых процессов эволюции с очевидностью следует, что темп и скорость эволюции в разных случаях могут быть разными и зависеть от многих обстоятельств. Среди них немаловажную роль играют давление элементарных эволюционных факторов, особенности строения организмов (в которых как бы акку-

мулирована предыдущая история данной группы), история соответствующих территорий, ландшафтов и биологических комплексов.

Несмотря на значительную сложность определения скорости эволюционного процесса, заключающуюся не столько в расшифровке возможного взаимоотношения действующих сил, сколько в самом определении скорости эволюционного изменения группы — эта проблема тем не менее представляет интерес.

Говоря о темпах эволюции, мы должны постоянно учитывать по крайней мере две характеристики: астрономическое время, необходимое для возникновения из старой формы (таксона) новой формы (таксона), и число поколений, необходимых для протекания и завершения этого процесса. Вторая характеристика имеет значительно больший эволюционный интерес, нежели первая. Однако если для ископаемых слонов мы можем предположить, что возраст их полового созревания и частота смен поколения во времени вряд ли существенно отличались от таковых у современных хоботных и на основе этого мы можем пересчитать астрономическое время формообразования на число поколений, то такой пересчет вряд ли может быть точным для таких вымерших групп, как археоциаты, белемниты или стегоцефалы. Вот почему, несмотря на явную недостаточность астрономического времени для характеристики темпов эволюции, мы вынуждены значительно чаще пользоваться этим параметром, чем числом поколений. В центре внимания, как и в предшествующем изложении, остается вид как существенный этап эволюционного процесса.

Мы рассмотрим также темпы формообразования от низших до высших систематических таксонов и основные формы эволюции.

1. «Постепенное» формообразование

В определении темпов эволюции возможны два подхода: во-первых, определение скорости изменения отдельных признаков в филогенезе группы и, во-вторых, определение скорости образования новых таксонов. В тех немногих случаях, когда имеется серия последовательных форм из отложений одного места, проведение границ между видами во времени оказывается практически невозможным.

В подавляющем большинстве сколько-нибудь полно изученных случаев исследовались не темпы эволюции таксонов, а темпы преобразования признаков, или органов в филогенезе. Во многих случаях исследуемые признаки имеют несомненную ценность для составления определительных таблиц и на основании сравнения степени дивергенции по данным признакам современных видов, подвидов и иных таксонов можно экстраполировать эту степень дивергенации на фратрии и говорить, как это обычно и делает-

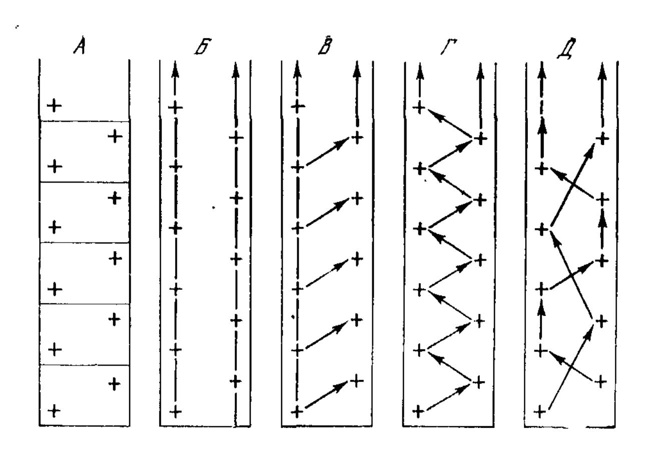


Рис. 84. Возможная интерпретация палеонтологических находок морфологически сходных форм

А — исходные находки в последовательных пластах; *Б—Д* — возможные филогенетические интерпретации (по Геннингсмоэну, 1964, с дополнением)

ся, о темпах эволюции видов, хотя, несомненно, правильнее говорить лишь о темпах эволюции признаков, которые на современной плоскости характеризуют различия между таксонами.

При экстраполяции данных по темпам эволюции органов и признаков, использующихся в таксономии, на эволюцию групп следует иметь в виду возможность неравномерности темпов преобразования как органов одной системы (Воронцов, 1961—1967), так и органов разных систем — принцип гетеробатмии (Тахтаджян, 1959—1966). С известной уверенностью говорить о темпах эволюции групп во времени можно тогда, когда мы в одних и тех же отложениях находим две синхронные формы вместо одной, когда одна форма, оставшись практически неизменной в одних отложениях, дала сильно измененную форму в других (другом бассейне), и после обмена фаунами не прослеживается интерградации между ними.

Таким образом, лишь обнаружение дивергенции, симпатрии на палеонтологическом материале позволяет с большей уверенностью говорить именно о видовом ранге возникших форм. Вместе с тем мы знаем, что эволюция филума далеко не всегда носит дивергентный характер; на рис. 84 схематически изображены некоторые из возможных интерпретаций одних и тех же находок морфологически сходных форм, из которых следует принципиальная невозможность по отдельным палеонтологическим находкам делать однозначные выводы относительно характера развития филума (в том числе и о скорости эволюции).

Остановимся на некоторых примерах, позволяющих в общей форме определить темпы эволюции в разных группах организмов. Классическим примером постепенного хода формообразова-

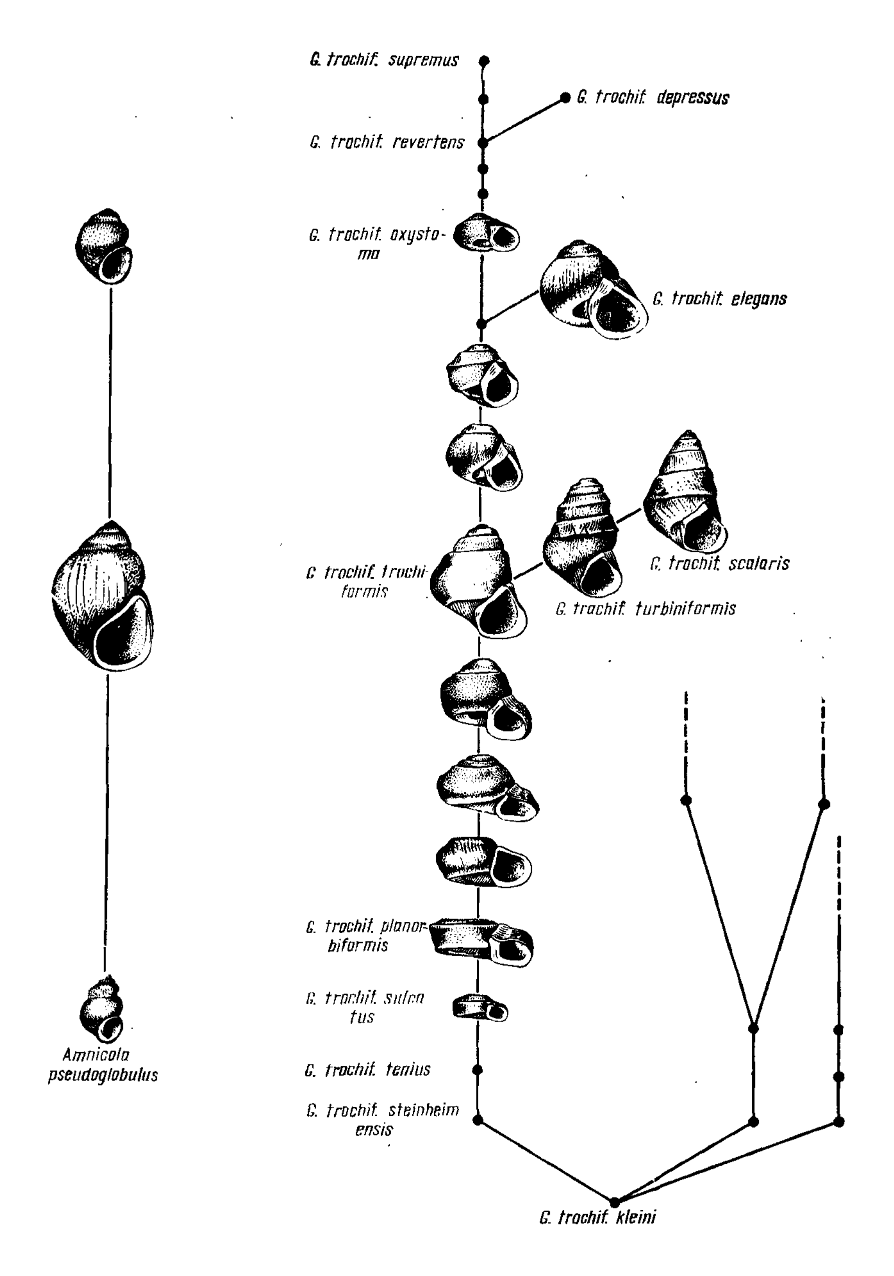


Рис. 85. Постепенное формообразование у верхнеплиоценовых моллюсков бассейна Штайнхайма

Справа — эволюция рода *Gyraulus*, слева — параллельно происходящие изменения в роде *Amnicola* (по Венцу, 1922; Павловой, 1928; Абелю, 1929)

Таблица 5

Длительность существования и темпы эволюции подвидов и видов
(составлено по материалам И. Громова, 1957; Верещагина, 1959; Дементьева, 1959; Мордухая-Болтовского, 1959)

Форма, район	Характер эволюционных изменений	Темпы	
		в тыс. лет	приблизительное число поколений
Arvicola terrestris (Придонье)	Длительность существования подвида	150—200	Более 150—200
Bison priscus (плейстоцен, Вост. Европа)	Длительность существования вида	250—300	50—60
Bison bonasus (Вост. Европа)	Образование вида	10—16	2—4
Canis lupus cubanensis (Кавказ)	Образование подвида	750	250
Pusa sibirica (Байкал)	Образование вида	20—30	10
Columba livia dakhla (Египет)	Образование подвида	8—10	Менее 8—10
Lagopus lagopus scoticus (Шотландия)	Образование вида (?)	30	Менее 30
Prinia gracilis s. sp. (Сев. Африка)	Образование подвида	4,5—5	4,5—5
Luscinissvecica gaetkei (Норвегия)	То же	8—10	8—10
Galerida cristata s. sp. (низовье Нила)	»	8—10	8—10
Limnocalanus macrurus (Балтика)	Образование вида	9,5	?
Mysis s. p. (4 вида) (Каспий)	Образование видов	1,3	?

ния могут служить моллюски из верхнеплиоценовых отложений Штайнхайма (рис. 85). Другим примером может служить прослеженное в отложениях плейстоцена до нашего времени измельчание водяной полевки в Придонье (рис. 86). Некоторые примеры конкретных темпов эволюции приведены в табл. 5.

Приведенные в табл. 5 данные относятся к случаям с достаточно высокими темпами эволюции. В целом ряде хорошо изученных серий ископаемого материала по беспозвоночным и позвоночным животным, так же как и по растениям, за периоды, охватывающие продолжительность существования десятков тысяч поколений данного вида, не возникали новые видовые формы. В целом, видимо, можно сказать, что для образования новой формы видового ранга в определенных условиях оказывается достаточным периода, охватывающего от нескольких тысяч до нескольких сотен тысяч поколений. Этот вывод не исключает чрезвычайно длительного существования отдельных видов. Яркими примерами являются так называемые «живые ископаемые» — виды

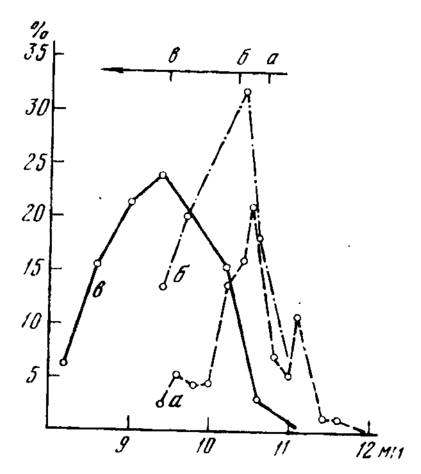


Рис. 86. **Измельчение водяной полевки** (*Arvicola terrestris*) **Нижнего Дона с плейстоцена**

Частоты встречаемости значений альвеолярной длины зубного ряда нижней челюсти: *а* — средний и верхний плейстоцен, *б* — голоцен, *в* — современный подвид. Стрелкой — направление сдвига средних значений (по Громову, 1957, упрощено)

(или роды), существующие в морфологически малоизмененном виде на протяжении десятков и сотен миллионов лет [например, плеченогое *Lingula*, кистеперые рыбы (*Latimeria*), гаттерия (*Sphenodon*) — среди животных, гингко (*Ginkgo biloba*) среди растений].

Процесс возникновения новых родов также оказывается весьма различным в разных условиях и для разных групп организмов. Не будет, однако, большой ошибкой сказать, что для возникновения нового рода требуется период порядка миллионов и десятков миллионов лет. Это утверждение опять-таки не исключает как более длительных (до нескольких сотен миллионов лет), так и более коротких периодов, необходимых для образования нового рода.

Популяционный анализ изменчивости ископаемых и современных копытных леммингов показал, что в среднем плейстоцене в Европе обитали копытные лемминги *Dicrostonyx* из подрода *Misothermus* (современный гудсонов лемминг D. (*M.*) *hudsonicus* — среднеплейстоценовый реликт некогда единого голарктического ареала этой группы, см. рис. 68). За период среднего-верхнего плейстоцена произошло образование не только новой фратрии, но и нового подрода (мы не имеем временных эквивалентов понятиям таксонов выше вида — фратрии), па рис. 87 виден постепенный характер смены частот фенотипов коренного зуба у копытных леммингов от среднего плейстоцена до наших дней.

Для возникновения новых семейств и отрядов нужны сроки, измеряемые обычно многими миллионами лет. Так, например, для возникновения новых семейств в морях нужен срок в десятки и сотни миллионов лет (Зенкевич, 1949). Для сравнения можно сказать, что представители большинства отрядов млекопитающих возникли не более 70—80 млн. лет назад, и современные отряды млекопитающих сложились, очевидно, за десяток-другой миллионов лет (Simpson, 1944).

Рис. 87. Изменение частот фенотипов (*I—IV*) коренного зуба M_1 у копытных леммингов рода *Dicrostonyx* Восточной Европы от среднего плейстоцена до современности (по Агаджаняну, 1972, с изменениями)

В заключение этого раздела, касающегося сроков постепенного формообразования можно сказать, что в природе наблюдается весьма широкий диапазон различий по этой эволюционной характеристике. Причины этого явления специально рассматриваются далее, в разделе, посвященном факторам, определяющим скорость эволюции.

2. «Внезапное» формообразование

Хотя процесс видообразования, как правило, идет постепенно и занимает не менее сотен и тысяч поколений, возможно и более быстрое по времени формообразование за счет перестройки всего генома и образования репродуктивно изолированной от предковой формы новой формы, которую мы, согласно приведенному выше определению, должны отнести к новому виду. Подобное быстрое по времени формообразование, происходящее за единичное число поколений, свойственно значительному числу видов растений и связано с возникновением полиплоидов.

Быстрое по времени видообразование было свойственно, несомненно, немногочисленным автополиплоидам из родов *Gallax* и *Sedum*; полиплоидные виды этих родов характеризуются примерно той же областью распространения, что и диплоидные, но несколько большей площадью ареала (Стеббинс, 1956). Полиплоидия крайне редка у животных и во всех достаточно исследованных случаях связана с партеногенетическим способом размножения (для обзора см. Vandell, 1934; Воронцов, 1966). Жуки-долгоносики из рода *Otiorrhynchus*, относящиеся к надвидовой группе *dubius*, характеризуются разорванным бореально-альпийским ареалом. При этом в Альпах живет бисексуальный диплоидный вид, тогда как север Европы населяет партеногенетический полиплоидный вид-двойник, представленный только самками (Suomalainen, 1950). В подобных случаях возникновение кариоло-

гически изолированных видов — процесс, занимающий единичное число поколений, тогда как расселение возникших видов, их адаптация к новым условиям занимают, как и в обычных случаях, многие тысячи поколений.

Значительно шире распространено внезапное формообразование путем гибридизации разных видов с последующим удвоением числа хромосом — аллополиплоидией (аллополиплоидия не играет, по-видимому, роли в видообразовании у животных).

Возможность гибридного происхождения некоторых видов растений была экспериментально доказана их ресинтезом из предковых видов. В. А. Рыбин (1936) показал, что культурная слива (*Prunus domestica*) с $2n=48$ может быть воссоздана как вид путем гибридизации терна (*Pr. spinosa*; $2n=32$) с алычей (*Pr. cerasifera;* $2n=16$) с последующим удвоением числа хромосом. Список видов, для которых доказано гибридогенное происхождение и аллополиплоидный характер их генома, весьма велик. Ниже перечислены некоторые из них, причем в скобках даны предковые виды; пикульник-медовик, *Galeopsis tetrahit* (*G. pubescens*×*G. speciosa*); малина, *Rubus maximus* (*R. idaeus*×*R. caesius*); табаки, *Nicotiana rustica* (*N. paniculata* ×*N. undulata*) и *N. arentsii* (*N. undulata*×*N. wigandioides*); брюква, *Brassica napus* (*Br. campestris*× *Br. oleracea*); сарепская горчица, *Brassica juncea* (*Br. campestris*×*Br. nigra*); полынь, *Artemisia douglasiana (A. ludoviciana*×*A. sugsdogffii*); ирис, *Iris versicolor* (*Ir. setosa*×*Ir. virginica*); костры, *Bromus arizonicus* (*Br. haenkeanus*×*Br. trinii*) и *Br. marginatus* (*Br. laevipes*×*Br. stamineus*); мятлик *Poaannua* (*P. exilis*×*P. supina*) и множество других видов (обзоры см. у Стеббинс, 1969; Бреславец, 1963).

Экспериментальный синтез новых видов, ранее не существовавших в природе, начатый пионерскими работами Г. Д. Карпеченко, синтезировавшего в 1924 г. новый род *Raphanobrassica*, показывает, что скорость видообразования на основе аллополиплоидии могла быть чрезвычайно высокой.

Сейчас известны случаи внезапного видообразования за счет аллополиплоидии в естественных условиях. Завезенная в Англию из Америки *Spartina alternifolia* в XVIII—XIX вв. образовала при гибридизации с европейской *Sp. stricta* новый аллополиплоидный вид *Sp. townsendii*, населяющий сейчас юг Англии. В XX в. в Америке в результате гибридизации завезенных из Европы видов козлобородников (*Tragopodon*) образовалось два новых полиплоидных вида: *Tr. mirus* (*Tr. dubius*×*Tr. porrifolius*) и *Tr. miscellanus* (*Tr. dubius*×*Tr. pratensis*).

При рассмотрении значения полиплоидии при внезапном видообразовании уместно затронуть вопрос о так называемых полиплоидных комплексах. Представим себе виды А, Б, В и Г с диплоидными наборами соответственно в 16, 22, 18 и 20 хромосом. Все эти виды репродуктивно изолированы в силу различий в хромосомных наборах. Гибридизация видов А и Б с последую-

щим удвоением числа хромосом даст новый вид Д с $2n=38$, который будет репродуктивно изолирован от каждого из родительских видов. Гибридизация видов В и Г с последующим удвоением числа хромосом даст новый вид Е, также имеющий 38 хромосом. В случае генетической близости четырех первоначальных видов полиплоидные виды Д и Е могут оказаться репродуктивно не изолированными. Мы, таким образом, приходим к парадоксальному выводу о возможности происхождения из четырех самостоятельных видов двух новых, репродуктивно не изолированных, которые могут в дальнейшем слиться в единый вид. Такие «полиплоидные комплексы» видов известны для американских видов *Crepis* средиземноморских видов *Paeonia* и других форм.

Возможность образования кариологической изоляции в течение ограниченного числа поколений вероятна также и для животных. Фрагментации и слияния хромосом незамедлительно могут вести к возникновению репродуктивной изоляции. Изменения хромосомных чисел, естественно, не завершают процесса эколого-морфологической дифференциации видов. Они сами по себе служат основой для последующей морфологической дивергенции близких форм.

Видимо, довольно обычна в эволюции перестройка половых хромосом. Представим себе, что у самки вида с нормальной структурой половых хромосом (XX—XV) произошла транслокация части X-хромосомы на аутосому и вместо пары XX образовались фрагментированные пары $X_1X_1X_2X_2$. Гаметы такой самки будут иметь гетерохромосомы типа X_1X_2. При оплодотворении яйцеклеток, несущих половые хромосомы типа X_1X_2, спермием, несущим У-хромосому, возникнут плодовитые самцы типа $X_1X_2У$, репродуктивно изолированные от всех других самок популяции, кроме матери. Известен ряд видов млекопитающих, насекомых и паукообразных с множественными гетерохромосомами; описаны обратные транслокации накопленного в половых хромосомах нового генетического материала на аутосомы; это указывает на некоторые возможные пути видообразования у животных (Vorontsov,→1973b).

Роль межхромосомных перестроек в эволюции была экспериментально показана Е. Н. Герасимовой (1936). От исходного вида скерды (*Crepis tectorum*) были получены (рис. 88) гомозиготные по транслокациям формы, отличающиеся по морфологии всех хромосом от родительского вида. Полученная форма — *Crepis nova* — обладает основными свойствами вида, генетически изолирована от других форм, неограниченно плодовита, наследственно устойчива. В начале 50-х годов Добржанским и др. проведены интереснейшие работы на ряде групп видов *Drosophila*, показывающие различнейшие случаи участия хромосомных перестроек в видообразовании; ныне накоплен огромный материал по роли хромосомных перестроек в видообразовании у млекопитающих (Воронцов, 1969; Орлов, 1973; Mattey, 1949—1973; Benirschke, 1969; и др.). Этот материал порой дает, как упоминалось в гл. IX—

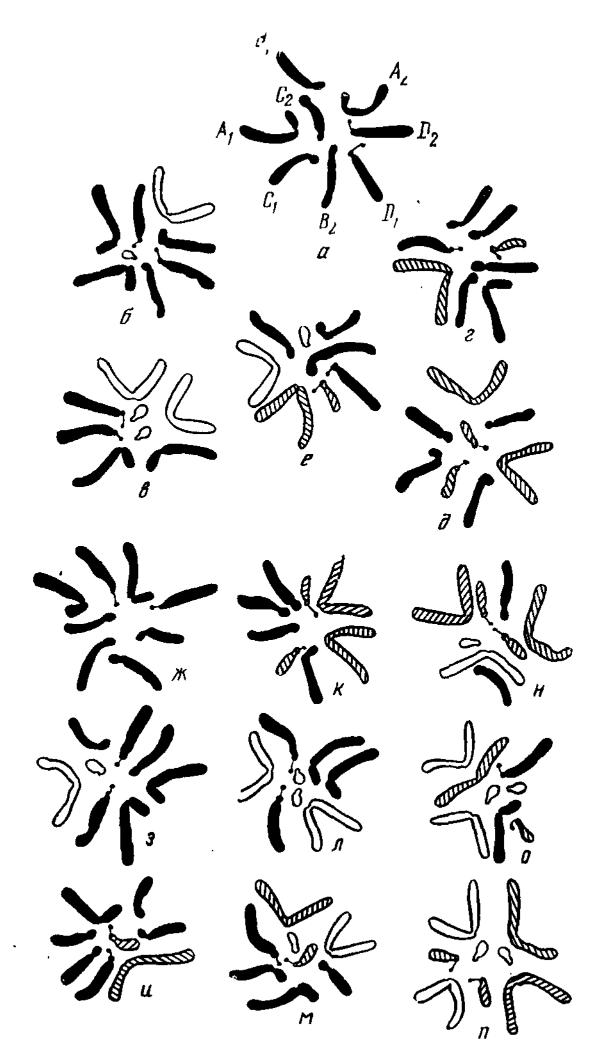


Рис. 88. Схема получения *Crepis nova*

а — хромосомы *Cr. tectorum*; *б, г* — исходные гетерозиготные транслонанты (*б* — между хромосомами В и С, *г* — между хромосомами А и Д); *в, д* — те же транслокации, но переведенные в гомозиготное состояние; *е* — гибрид между *в, д*; *ж* — *н* — девять возможных комбинаций хромосом в потомстве е; комбинация «н» — *Cr. nova* гомозиготна по обеим транслокациям и отличается от *Cr. tectorum* по всем хромосомам (по Герасимовой, 1936, из Воронцова, 1966)

XI, возможность восстановления филогенетической последовательности в образовании подвидовых и видовых таксонов.

Таким образом, внезапное видообразование сводится у растений преимущественно к полиплоидии, реже к хромосомным перестройкам, причем изменение числа хромосом лимитируется чис-

лом «свободных» центромеров. У животных возможность внезапного видообразования ограничена в основном хромосомными перестройками и генетически обусловленной частичной интерстерильностью или избирательной скрещиваемостью. Внезапное видообразование на основе полиплоидии возможно лишь для партеногенетически размножающихся форм, число которых у животных, как известно, весьма невелико.

Описанные выше способы «внезапного» видообразования (посредством хромосомных перестроек и полиплоидизации) представляют собой тот путь видоообразования, который может вести и, несомненно, часто ведет к симпатическому видообразованию; в этих случаях биологическая изоляция является первичной формой изоляции, в связи с чем не требуется длинного пути ее формирования на фоне первичной территориально-механической изоляции при аллопатрии.

Виды могут возникать постепенно и медленно, а иногда быстро и «внезапно». Но таксоны более высокого ранга возникают обычно путем длительной дивергенции исходных видов безотносительно к тому, возникли ли эти исходные виды быстро или медленно; конечно, как уже упоминалось, постепенное и относительно медленное возникновение таксонов более высокого ранга в разных случаях может занимать промежутки времени очень различной длительности. Приведенные рассуждения касаются темпов формообразования у двуполых и перекрестнооплодотворяющихся форм; относительно темпов формообразования более высоких рангов у форм с облигатным вегетативным и партеногенетическим размножением пока нам известно слишком мало.

3. Факторы, определяющие скорость эволюции

В настоящем разделе мы рассмотрим влияние на скорость эволюции элементарных эволюционных факторов: мутационного процесса, популяционных волн, естественного отбора и изоляции.

Мутационный процесс

Как было показано в гл. V, мутационный процесс является первичным поставщиком элементарных наследственных изменений, образующих элементарный эволюционный материал. Несомненно, частота возникновения мутаций или, что то же самое, степень стабильности геномов, является одним из первых существенных признаков живых организмов, подложащих действию естественного отбора. Естественным отбором, по-видимому, определен некий оптимальный уровень мутабильности, или оптимальная степень стабильности геномов (из расчета на единицу биологического времени — т. е. на поколение); оптимальная стабильность генотипов должна быть, с одной стороны, достаточно низка для того, чтобы поставлять новые элементарные наследст-

венные изменения, а с другой стороны, достаточно высока, чтобы не допускать постоянного возникновения изменений на любые вариации окружающих условий, и позволить отбору апробировать вновь возникающие генотипы. Известные нам уровни спонтанной мутабильности различных видов показывают, что вряд ли возможны случаи определения скорости и направления в протекании эволюционных процессов давлением мутационного процесса. Следует, однако, подчеркнуть, что такие агенты, как вирусные инфекции, могут вызывать широкое распространение хромосомных перестроек в популяциях (Прокофьева-Бельговская, 1969), и обсуждается вопрос о влиянии этих процессов на темпы эволюции (Воронцов, 1973, 1975).

Таким образом, мутационный процесс, как правило, не определяет различия в скоростях протекания эволюционного процесса и формообразования у разных групп. В связи с этим неоднократно высказывавшиеся предположения о повышении темпов мутабильности в периоды серьезных орогенетических перестроек в связи с повышением фона естественной радиации на планете, не имеют, несколько нам известно, достаточно серьезных оснований.

Как было показано ранее, темпы возникновения новых мутаций, насыщенность природных популяций рецессивными мутациями, комбинаторика, основанная на половом процессе, дают столь значительный материал для действия пусковых механизмов эволюции, что вряд ли необходимо привлекать для объяснения неравномерности темпов эволюции таксонов такие гипотезы, как изменение темпов мутирования групп во времени. Мутационный процесс, как было ранее уже сформулировано, является лишь поставщиком элементарного эволюционного материала.

Популяционные волны

Размах колебаний численности определяется давлением как биотических, так и абиотических факторов среды, о чем подробно говорилось в гл. VIII. Обычно при прочих равных условиях можно полагать, что чем шире размах колебаний численности, тем интенсивнее идет случайное исчезновение одних и возрастание концентрации других мутаций, содержавшихся в популяции в малых концентрациях. Это свидетельствует о том, что повышение давления популяционных волн (при прочих равных условиях) может повести к более быстрому изменению генофонда видов. Это резкое и быстрое изменение генофонда прямо связано со скоростью эволюционного процесса, что видно при сравнении некоторых групп грызунов. Палеарктическим хомякам (*Cricetinae*), тушканчикам (*Dipodidae*) свойственны 5—10-кратные колебания численности, а полевкам (*Microtinae*) и песчанкам (*Gerbillinae*) — 700—1000-кратные; эволюция первых в Палеарктике идет сравни-

тельно медленно, тогда как вторая группа грызунов характеризуется высокими темпами эволюции.

Возможно, при прочих равных условиях темпы эволюции видов с большим диапазоном изменений численности могут быть выше. Но, вероятно, «равенство прочих условий» практически не встречается в природе, и влияние популяционных волн на скорость эволюции почти всегда перекрывается другими влияниями и прежде всего изоляцией и отбором.

Изоляция

Теоретические расчеты (Колмогоров, 1935) показывают, что наиболее высокими темпами эволюции должны характеризоваться виды, распадающиеся на полуизоляты, временами полностью изолированные, временами связанные друг с другом через панмиктические коридоры. Именно такая ситуация характерна для истории развития многих современных видов и подвидов. Вся история четвертичного периода — это история возникновения и исчезновения изолятов разного масштаба. Например, Черное море то теряло, то восстанавливало связь со Средиземным и Каспийским бассейнами; периодически то исчезала, то восстанавливалась связь Средиземного моря с Атлантикой; колебания уровня Мирового океана то превращали в остров не только Англию, но и Скандинавию, то связывали Британские острова с Европой, а Азию — с Северной Америкой. Полная изолированность нередко ведет не к повышению, а к понижению темпов эволюции. Косвенным доказательством этого является сохранение древнейших представителей групп в полных изолятах: гаттерия в Новой Зеландии, клоачные и сумчатые млекопитающие в Австралии, дронт на о-ве Маврикий, т. е. на территориях, ставших изолятами с момента возникновения ныне архаической группы.

Значительная панмиксия, обычно связанная с изоляцией, также не способствует быстрым темпам эволюции. Не случайно, что большинство систематически обособленных таксонов среди широко распространенных арктических форм характерно для таких прошлых или современных изолятов, как Британские острова, Альпы, Кавказ, Тянь-Шань, Курильские острова, Японские острова, для таких бассейнов, как Байкал, Каспийское и Черное моря.

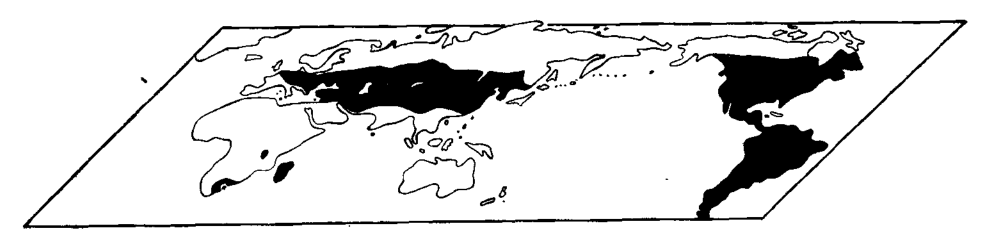
Рассмотрим несколько примеров, показывающих влияние изоляции на темпы эволюции. Из среднечетвертичного Карангатского бассейна Черного моря двустворчатый моллюск *Paphia senescens* проник в Средиземное море; исчезнув в послекарангатское время из Черного моря, этот вид в новых для него условиях Средиземного моря, изолированного в этот период от Черного моря, превращается в новый вид (фратрию) *P. disperans*, затем эта форма вновь проникает в Черное море около 6—7 тыс. лет

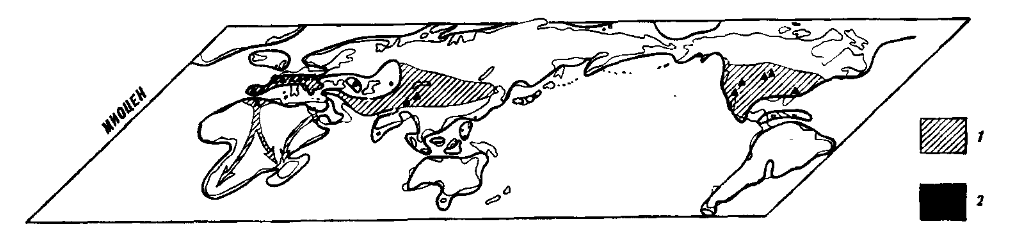
назад во время последнего соединения этих бассейнов. В настоящее время потомки этой формы сохраняются лишь в опресненных прибрежных районах, а часть популяций, освоившая глубины от 2 до 50 м, дала менее чем за 6000 лет новый вид с двумя подвидами (Невесская, 1965).

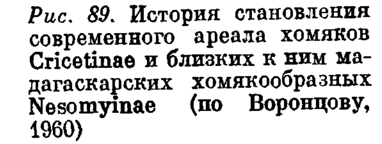
Рассмотрим кратко вопрос о судьбе форм, осваивающих новые изолированные территории со свободными адаптивными зонами или с адаптивными зонами, занятыми представителями примитивных групп.

В конце эоцена — начале олигоцена возникли древнейшие мышеобразные — древние хомяки (Cricetopinae, Eumyini, Cricetodontini.). Олигоценовые хомяки представлены мыше- и крысовидными формами, они освоили как тропические леса, так и саванны, где дали первую «модель» современных хомяков (*Cricetops*); возникли и роющие формы. Адаптивная радиация олигоценовых хомякообразных в Арктогее заместила ниши, занятые в результате аллогенеза древнейших палеоцен-эоценовых грызунов Paramyidae. В условиях жесткой конкуренции возникшие в Евразии потомки хомяков — полевки, песчанки, цокора и др. к плиоцену вытесняют из большинства ценозов и большая часть родов хомяков в Евразии вымирает. Оставшиеся настоящие хомяки сохраняются, благодаря наличию специальных адаптаций в степях Евразии в ограниченном числе видов. В Южной Америке, с палеоцена бывшей островом, место Paramyidae было замещено аллогенезом примитивными дикообразными грызунами. После восстановления в плиоцене Панамского моста на этом фаунистическом «фоне» одна из примитивных для Арктогеи групп хомяков (Cricetinae) оказалась единственным представителем в целом прогрессивной группы мышеобразных (рис. 89), стала успешно теснить дикообразоподобных грызунов, процветавших здесь с олигоцена до плиоцена, и дала уникальный по своей широте аллогенез: здесь возникли и кротовидные формы, и землеройкоподобные, и плавающие, и роющие, и бегающие, лазающие, хищные, насекомоядные, рыбоядные, семеноядные и зеленоядные группы видов. За период 1—2,5 млн. лет в Южной Америке возникают 40 групп видов, эквивалентных современным родам; для сравнения интересно отметить, что в Старом Свете продолжительность существования ископаемых родов хомяков составляла 14,5—25 млн. лет, а возраст современных родов палеарктических хомяков равен 2,5—3,5 млн. лет (Воронцов, 1960б). Другой пример приведен на рис. 90.

В условиях ненасыщенных биоценозов изолированных островов или водоемов их биоценозы могут осваиваться представителями таких групп, которые обычно не образуют сходных ниш на материках или неизолированных водоемах. Моллюски семейства Planorbidae — чисто пресноводная группа; в изолированном Каспии эта группа смогла освоить пустующие стации, создав экологические ниши в разных вертикальных зонах водоема (Логви-







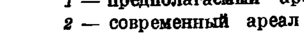


Рис. 89. История становления современного ареала хомяков Cricetinae и близких к ним мадагаскарских хомякообразных Nesomyinae (по Воронцову, 1960)

1 — предполагаемый ареал:
2 — современный ареал

ненко, Старобогатов, 1966). Классические примеры быстрой эволюции в условиях изоляции при наличии свободных адаптивных зон и стаций дает фауна глубоководных озер типа Байкала, Танганьики, Охрид. В формировании фауны Байкала приняли участие как потомки обитателей древнейших позднемезозойских и раннепалеогенных водоемов Центральной Азии, так и представители озерно-речной фауны Сибири и, наконец, немногочисленные вселенцы из Северного Ледовитого океана (Кожов, 1960). На этой основе из 20—27 исходных форм видового ранга за 20—24 млн. лет в Байкале возникли 7 новых семейств и подсемейств, 52 новых рода и около 390 новых видов многоклеточных животных.

Несомненно, в случае разного масштаба аллогенезов фауны в Байкале мы сталкиваемся со становлением новых биоценозов, расширением адаптивных зон, связанных с проникновением мелководных форм в более глубокие участки озера. И в этом примере трудно выделить «чистое» действие изоляции на темпы эволюции форм, хотя, несомненно, без влияния изоляции вряд ли наблюдалась бы подобная бурная эволюция.

Было бы неправильно преувеличивать значение географической изоляции в формообразовании. Тонкопалые суслики (*Spermophilopsis leptodactylus*) Каракумов морфологически неотличимы от кызылкумских, несмотря на сравнительно долгую изоляцию Амударьей. Вместе с тем значительные морфологические различия подвидового ранга имеются между географически не изолированными песчаными каракумскими тонкопалыми сусликами и сусликами пустынных мелкоземов Бадхыза и Карабиля, а третий, также хорошо морфологически дифференцированный подвид, обитающий в Муюн-Кумах и песках Южного Прибалхашья, географически изолирован от предыдущих (Гептнер, 1954).

Количество примеров влияния разных форм и масштабов изоляции на эволюцию групп можно многократно увеличить. Обобщая их, можно сделать вывод, что изоляция, как правило, оказывает огромное влияние на темпы эволюции групп, причем действуя не только (а возможно, и не столько) как элементарный эволюционный фактор на уровне популяции, но и посредством многочисленных перестроек в биогеоценозах через изменение трофических, аллелопатических и иных связей организмов в новых условиях, что неразрывно связано с действием других эволюционных факторов и прежде всего естественного отбора, к рассмотрению роли которого в скорости протекания эволюционного процесса мы и переходим.

Отбор

В заключительном разделе гл. V была рассмотрена роль естественного отбора как фактора, векторизующего процесс эволюции. Имеются все основания предполагать, что интенсивность

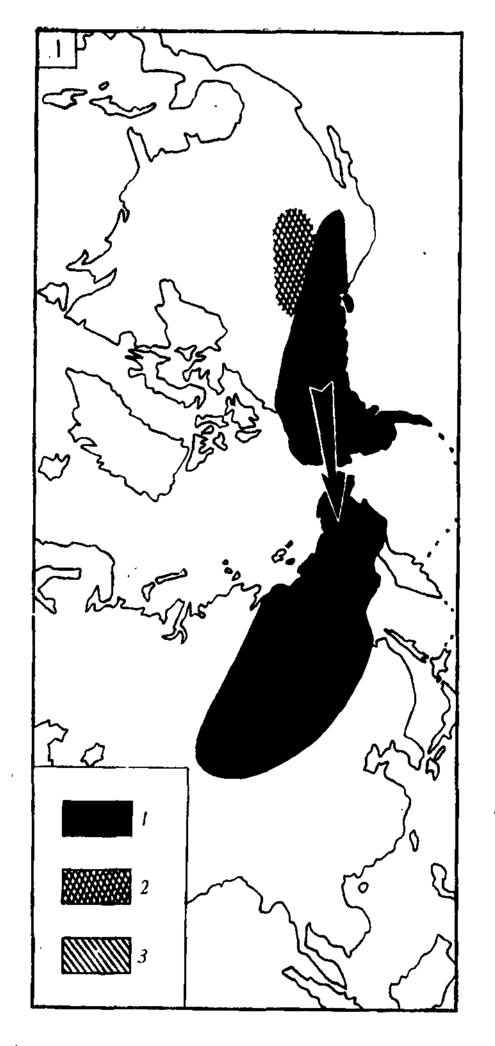
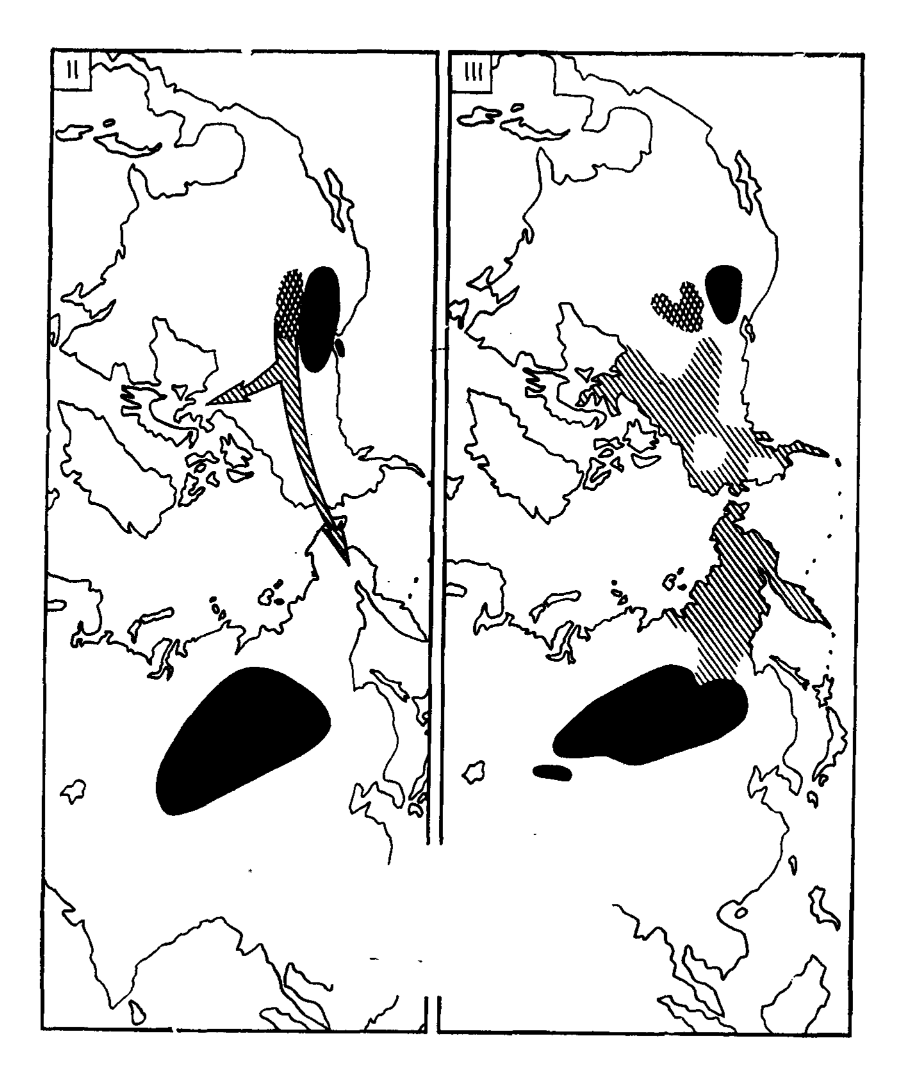


Рис. 90. **Возможный путь возникновения современных ареалов четырех видов сусликов на территории Берингии и прилегающих районах в результате комбинации генетической и географической изоляции (по Воронцову, Ляпуновой, 1970)**

1 — ареалы *Citellus undulatus* — *C. columbianus* (32 пары хромосом); *2* — ареал *C. richardsoni* (36 хромосом); *3* — ареал *C. parryi* (34 хромосомы). *I* — предполагаемые первичные ареалы исходных форм; *II* —*III* — последовательные этапы изменения ареалов

давления и направление отбора в сильнейшей степени определяют темпы эволюции групп. Немногочисленные примеры, свидетельствующие о быстрых темпах эволюции популяции под влиянием движущей формы отбора (распространение индустриального меланизма, ДДТ-устойчивых рас насекомых) были рассмотрены выше. Здесь мы рассмотрим некоторые косвенные свидетельства влияния отбора на темпы эволюции и в первую очередь влияния обитания в условиях стабильной или лабильной среды. При этом мы исходим из обычных представлений, что в условиях стабильной среды давление отбора весьма постоянно и особенно велико на сформировавшиеся в прошлом типы организации, уже претерпевшие этап бурного аллогенеза в данной адаптивной зоне; на-



против, в условиях постоянно изменяющейся среды вектор отбора может часто менять направление. Легко представить себе, что темп эволюции группы в таких случаях будет прямо связан с длительностью действия таких сменяющих друг друга векторов: при слишком быстрой и частой их смене группа не сможет успевать перестраиваться и либо будет уничтожена, либо приобретет приспособления самого общего значения, как бы нивелирующие эти постоянно изменяющиеся векторы отбора (в эволюции крупных групп — отрядов, классов, типов — мы и отмечали часто такую аккумуляцию адаптаций общего значения, несомненно связанную с «уходом» от действия частных векторов отбора). Оптимальным для быстрой эволюции явится, вероятно, какое-то сред-

нее, не особенно значительное и не особенно малое давление отбора, конкретная величина которого будет зависеть от прошлой истории группы, определяющей возможность той или иной реакции на изменение давления отбора в данный момент эволюции.

Обитание в стабильных условиях, например, в глубинах океана с постоянной температурой, соленостью, освещением, практически полным отсутствием сезонных и годовых колебаний в условиях существования ведет к резкому снижению давления отбора. Не удивительно, что среди глубоководных животных мы находим почти не измененных представителей палеозойской фауны. Поверхностные и прибрежные слои Мирового океана характеризуются значительно бо́льшим колебанием условий, в связи с чем наблюдаются сезонные изменения состава биоценозов, сезонные изменения трофических цепей. В поверхностных слоях океана к этим колебаниям добавляется влияние течений, а у берегов — и влияние прибоя, приливов и отливов. Все это не только приводит к бо́льшему давлению отбора со стороны абиотических компонентов среды, но и повышает напряженность биотических связей. Сравнение темпов эволюции глубоководной и прибрежной фауны свидетельствует, что темпы эволюции последней должны быть в среднем выше (Зенкевич, 1947, 1949, 1951).

Проникновение во внутренние мелководные бассейны, в особенности освоение пресноводных водоемов, обычно ведет к повышению темпов эволюции (это ускорение темпов должно быть более значительным при прочих равных условиях в речных бассейнах умеренной и полярной зон сравнительно с более стабильными тропическими пресными водоемами). Еще более значительно могут возрасти темпы эволюции при переходе из водной среды на сушу. В то время как современный широкий аллогенез костистых рыб (Teleostei) есть радиация группы возрастом 350—375 млн. лет, широкая дифференциация млекопитающих есть аллогенез группы в два с лишним раза более молодой (175 млн. лет), причем заметим, что основное разнообразие, основной взрыв аллогенеза млекопитающих приходится на последние 40—60 млн. лет (рис. 91).

Вероятно, в разных частях ареала вида могут наблюдаться разные скорости эволюции. У ряда европейских млекопитающих краевые популяции, обитающие на периферии ареала, нередко представлены крупными особями; весьма вероятно, что они подвержены действию в основном движущей формы отбора, тогда как центральные популяции в основном — стабилизирующей формы отбора. Если учесть, что периферийные формы нередко претерпевают изоляцию вследствие пульсации разобщения ареала, то становится понятным, почему в пределах политипических видов наиболее раннее достижение видового ранга свойственно именно этим популяциям (Zimmerman, 1959). Это явление известно для видов и животных, и растений, для культурных форм последних оно подробно проанализировано еще Н. И. Вавиловым (1927).

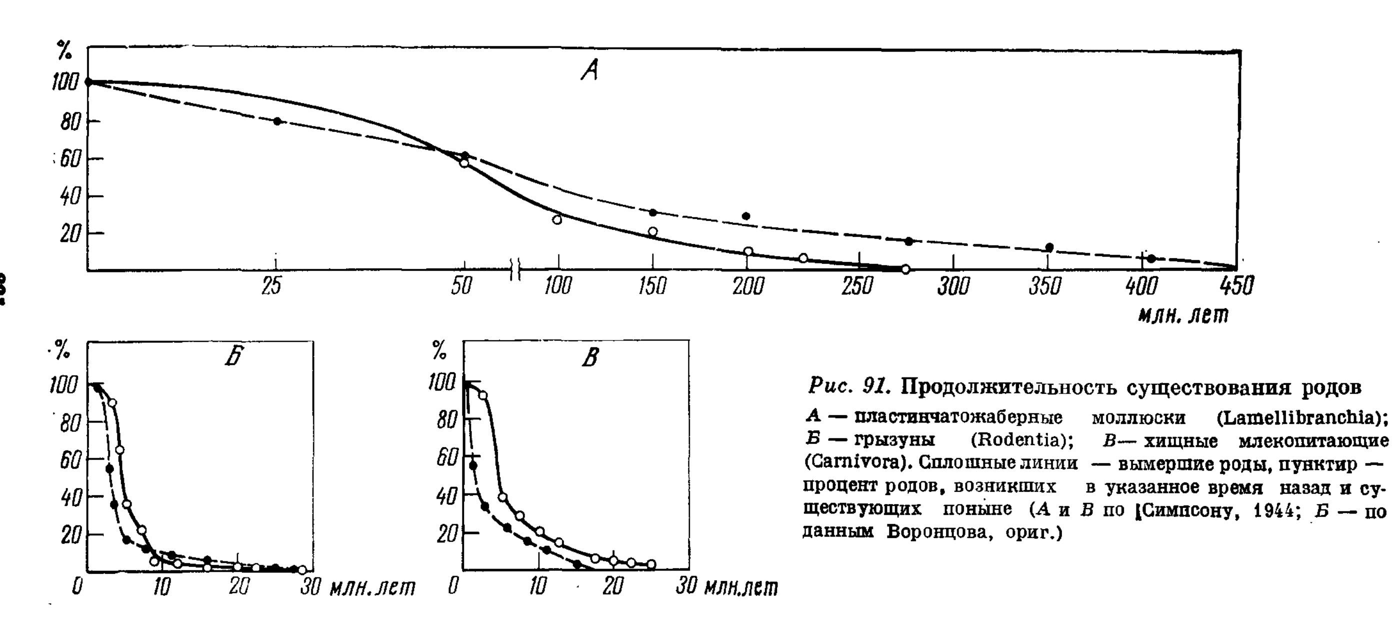


Рис. 91. **Продолжительность существования родов**

А — пластинчатожаберные моллюски (Lamellibranchia); *Б* — грызуны (Rodentia); *В* — хищные млекопитающие (Carnivora). Сплошные линии — вымершие роды, пунктир — процент родов, возникших в указанное время назад и существующих поныне (*А* и *В* по Симпсону, 1944; *Б* — по данным Воронцова, ориг.)

* * *

Среди прочих факторов, влияющих на темпы эволюции, следует упомянуть еще несколько. Частота смен поколений, несомненно, также связана со скоростью эволюции; среди двух родственных видов, занимающих сходные ниши и подвергающихся сходно направленному давлению отбора равной интенсивности, быстрее будет эволюировать тот, у которого менее продолжителен жизненный цикл и выше частота смен поколений. Косвенным свидетельством этого служит факт повышения числа полиморфных форм в группах позвоночных с преобладанием возрастной популяционной структуры состоящей из одного или немногих поколений (Мина, 1971). Следует, однако, помнить, что большинство мелких по размерам организмов, отличаясь от родственных им крупных форм большей частотой смен поколений, не характеризуются, как правило, более высокими темпами эволюции: число поколений, разделяющее предковый вид от его потомка у слонов, лошадей, быков, заведомо меньше, чем у грызунов с их быстрой сменой поколений.

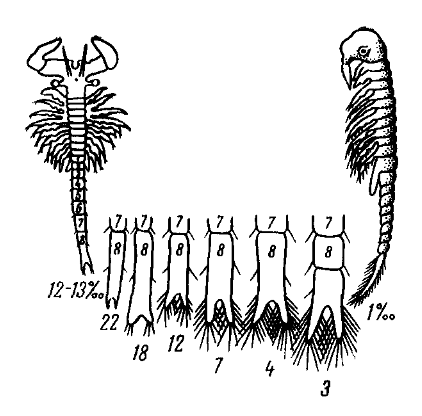
На темпы эволюции могут влиять и общий уровень онтогенетической дифференцировки группы, и образование большего или меньшего числа экологических ниш в пределах одной и той же адаптивной зоны, и степень перепроизводства потомства, и, в особенности, степень индивидуальной дифференцированности особей и различия во внутрипопуляционной структуре видов (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Все эти внешне простые и определенные связи, влияющие на темпы эволюции, не имеют всеобщего значения. Совокупность действия элементарных и более сложных факторов, всегда различная в конкретных условиях, и определяет неравномерность темпов эволюции даже внутри однородных групп.

4. Методы изучения темпов эволюции

Микроэволюционными методами могут быть изучены темпы изменения отдельных популяций в эксперименте и в поле. В большинстве случаев экспериментально можно установить число поколений, за которое произошло длительное и направленное изменение генотипического состава популяции. Гораздо сложнее даже в эксперименте оценить соответствующую роль различных элементарных эволюционных факторов.

Значительный интерес представляет анализ темпов формообразования у акклиматизированных в не свойственных им условиях видов. Белка-телеутка (*Sciurus vulgaris exalbidus*), житель ленточных боров юга Западной Сибири, в 1940 г. была завезена в леса Южного Крыма. За промежуток в 10—15 поколений волосяной покров крымских белок стал реже, чем у сибирских на 15—40%, волос толще, грубее и короче, удлинилось тело, укоро-

Рис. 92. Модификационные (паратипические) изменения формы и опушенности хвостовых члеников галофильного рачка *Artemia salina* при изменении солености водоема от 1 до 13‰ (из Пузанова, 1939)



тились конечности, расширился череп, т. е. возникли изменения, близкие к различиям подвидового ранга (Пузанов, 1959). К сожалению, в данном примере не ясно, какова в наблюдаемых изменениях доля наследственной изменчивости, а какова — изменчивости ненаследственной (значительная часть изменений может оказаться в пределах нормы реакций того же генотипа). Для окончательной оценки эволюционной значимости прошедших изменений необходимо провести скрещивания крымских белок с исходными сибирскими.

Другие примеры из весьма многочисленных акклиматизационных мероприятий относятся к рыбам. Около 3000 лет назад р. Чу потеряла связь с р. Сырдарья. Чуйский сазан в 1885—1890 гг. был завезен на пруды под Алма-Атой, оттуда в 1905 г. проник в р. Или, а к 1913 г. достиг оз. Балхаш. Чуйский сазан морфологически достоверно отличается не только от сырдарьинско-аральского, но и от балхашского. За 50—65 лет у балхашских сазанов увеличилось число жаберных тычинок и ветвистых лучей в спинном плавнике, сократилось число чешуй в боковой линии. Быстрые морфологические изменения, прошедшие за несколько поколений, характерны и для акклиматизированной в оз. Иссык-Куль севанской форели *Salmo ischchan* (Никольский, 1954).

Во всех приведенных примерах значительные трудности для определения темпов эволюции представляет отделение модификационных, обратимых изменений от необратимых генотипических изменений. Классическим примером резких изменений организмов в пределах нормы реакций (подчас весьма широкой) служит приобретение в опресненных лиманах Черного моря галофильным рачком *Artemia salina* признаков пресноводного *Branchipus stagnalis* (рис. 92). И. И. Пузанов (1954) показал, что в условиях засоленного лимана резко изменились камбала-глосса (*Pleuronectes flesus*), краб (*Carcinus maenas*), мидия (*Mytilus gallo-provincialis*), креветка (*Leander adspersus*). Все эти модификационные по своей природе различия (на фоне которых в

дальнейшем пойдет отбор на закрепление этих отличий соответствующими мутациями) произошли за время, когда толщина донного ила наросла лишь на несколько миллиметров. Палеонтолог, исследуя подобный случай, с неизбежностью придет к выводу о «скачкообразном» видообразовании, чего на самом деле в данном случае не наблюдалось. На этом примере хорошо видно, что сдвиг всей популяции в пределах нормы реакций — первый и наиболее легко улавливаемый нами шаг в изменении новоселов. Разделение генотипической и паратипической составляющих в общей фенотипической изменчивости имеет принципиальное значение для изучения темпов эволюции, но при изучении палеонтологического материала это пожелание обычно носит платонический характер.

Особый интерес представляет изучение темпов эволюции форм и признаков, попадающих под резко направленное и чрезвычайно интенсивное действие отбора. Каковы, например, темпы эволюции ДДТ-устойчивых рас насекомых, мы, по существу, как следует и не успели узнать, несмотря на широкое, повсеместное применение этого ядохимиката против очень многих видов насекомых-вредителей.

Все возрастающее вмешательство человека в протекающие природные процессы ведет к изменению ландшафтов. Эти изменения ландшафтов ведут к изменению в эволюционной судьбе многих видов животных и растений. Учет таких изменений мог бы помочь в определении темпов эволюции. Издревле обыкновенный волк (*Canis lupus*) избегал лесов северотаежной зоны, будучи обычным на юге лесной зоны и в тундре (в связи с чем этот вид дифференцирован на один тундровый и несколько лесных подвидов). Уничтожение лесов на Европейском Севере привело к продвижению лесных волков на север и вторичному соприкосновению ареалов этих форм (рис. 93). Как поведут они себя в зоне контакта, будет ли происходить нивелировка подвидовых различий или же, наоборот, начнется более ускоренный процесс дифференцировки этих форм? Практически на наших глазах мышь-малютка (*Micromys minutus*) заселяет островные луга и поляны в лесах Европейского Северо-Востока; возраст образования новых популяций может быть датирован с точностью до года. Как быстро произойдет в этом случае обособление дочерних популяций? Эти и сотни подобных естественных «экспериментов», связанных с деятельностью человека, ждут своих исследователей.

Комплексный палеонтолого-палеогеографический анализ с привлечением методов абсолютной геохронологии (радиоактивные методы, дендрохронологический анализ для четвертичной истории и относительной геохронологии, палеомагнитные исследования, изучение синхронности и асинхронности руководящих ископаемых) обеспечивает получение весьма ценных данных по темпам эволюции отдельных групп.

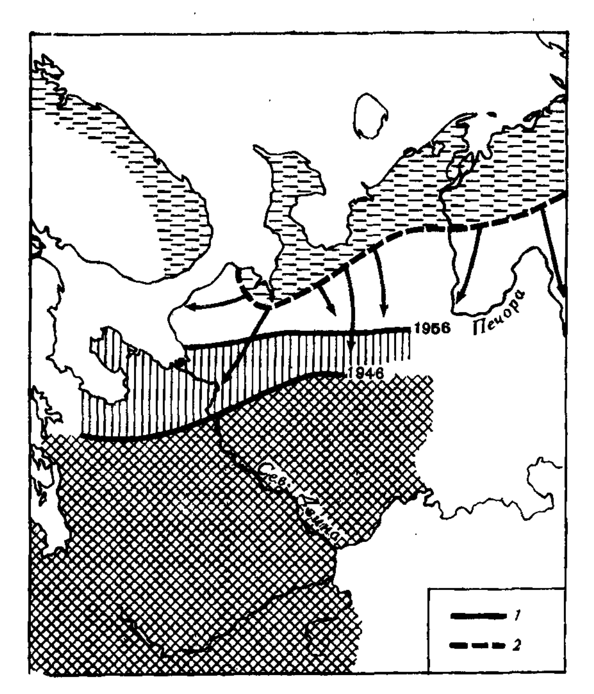


Рис. 93. Динамика ареалов тундрового и лесного подвидов волка (*Canis lupus*), связанная с вырубкой лесов на севере

1 — северная граница распространения лесного волка; 2 — южная граница распространения тундрового волка (из Паровщикова, 1959)

Весьма перспективным для изучения темпов эволюции и факторов, определяющих ее скорость, оказывается сравнительное изучение морфологии, физиологии, сравнительный анализ генофондов в изолятах известного возраста. На территории нашей страны имеется множество разновозрастных изолятов: Черное и Балтийское моря, Байкал, Каспий, Арал, Ладога, Онега, озера Средней Азии, большинство озер нашего Северо-Запада и т. д. — таков далеко не полный перечень крупных водных изолятов. Алешкинские пески Приднепровья, Ногайские, Волжско-Уральские пески, Каракумы, Кызылкумы, пески близ Термеза, Муюнкумы, Таскумы, пески Ферганской, Зайсанской, Убсу-Нурской котловин — примеры песчаных изолятов крупного масштаба. Разновозрастны по происхождению и многочисленны горные изоляты на территории нашей страны.

Не следует забывать и о перспективности изучения фауны и флоры в изолятах малого масштаба: лиманах Черного и Азовского морей, молодых островах Каспия и Арала, степных островах в лесной зоне (в долинах рек Оки, Камы, Клязьмы), островных степях Минусинской котловины, Приангарья, бассейна Лены, островах леса в степи (от южнорусских дубрав до березовых кол-

ков лесостепи Западной Сибири, реликтовых липняках Сибири и островных казахстанских борах).

Во всех этих случаях необходимо, однако, сравнивать популяции из изолятов между собой и популяции из основного ареала вида с применением адекватных современных методов исследования (где можно — экспериментально-генетического, сравнительно-кариологического и феногеографического, во всех случаях — биометрического с применением морфологических профилей, коэффициентов конвергенции и дивергенции). Все такого рода исследования должны вестись в плане развивающихся новых направлений популяционной морфофизиологии и популяционной динамики. Надо при этом иметь в виду, что изоляты представляют интерес не только с точки зрения изоляции в узком смысле, а постольку, поскольку помогают разобраться в действии различных элементарных факторов эволюции.

Особый интерес представляет изучение геологически разновозрастных изолятов и исследование темпов эволюции у форм с разорванными ареалами. На рис. 94 приведены некоторые (из огромного числа известных в настоящее время) формы с разорванными ареалами. В подобных случаях чрезвычайно интересно сопоставлять возраст дизъюнкции ареала со степенью онто- и филогенетической дифференцировки. Как уже говорилось, для больших дизъюнкций особенно важно сравнительно-биометрическое изучение популяций внутри и между различными дизъюнктивными частями ареала соответствующей группы. Только такое изучение дает представление о темпах и масштабах дивергенции, так как отдельные систематические признаки и их различия, в сущности, почти ничего не говорят об общих темпах формообразования (как было показано выше, отдельная мутация может распространиться по ареалу вида в течение десятков лет).

В связи с только что сказанным, нельзя забывать о необходимости дальнейшего расширения и углубления относительно давно уже начатых работ по сравнению родственных представителей фаун и флор геологически относительно древних, в настоящее время далеко расположенных и отделенных «температурными барьерами» и отсутствием литоральных связей участками Мирового океана (Берг, 1919; Андрияшев, 1944). Особый интерес в этой связи представляет детальное изучение и сравнение биполярных и амфибореальных форм. В меньшем геологическом масштабе много интересного могут дать анализы озерных и островных фаун и флор, особенно в отношении крупных и древних водоемов и островов и с вовлечением хорошо изученных, особенно в генетико-кариологическом отношении групп близких видов (Carson, 1970 и др.).

Исследования темпов эволюции органов и темпов формообразования должны быть тщательно продуманы методически. Уже сейчас ясны перспективы применения для этих целей коэффициентов конвергенции и дивергенции, морфологических профилей,

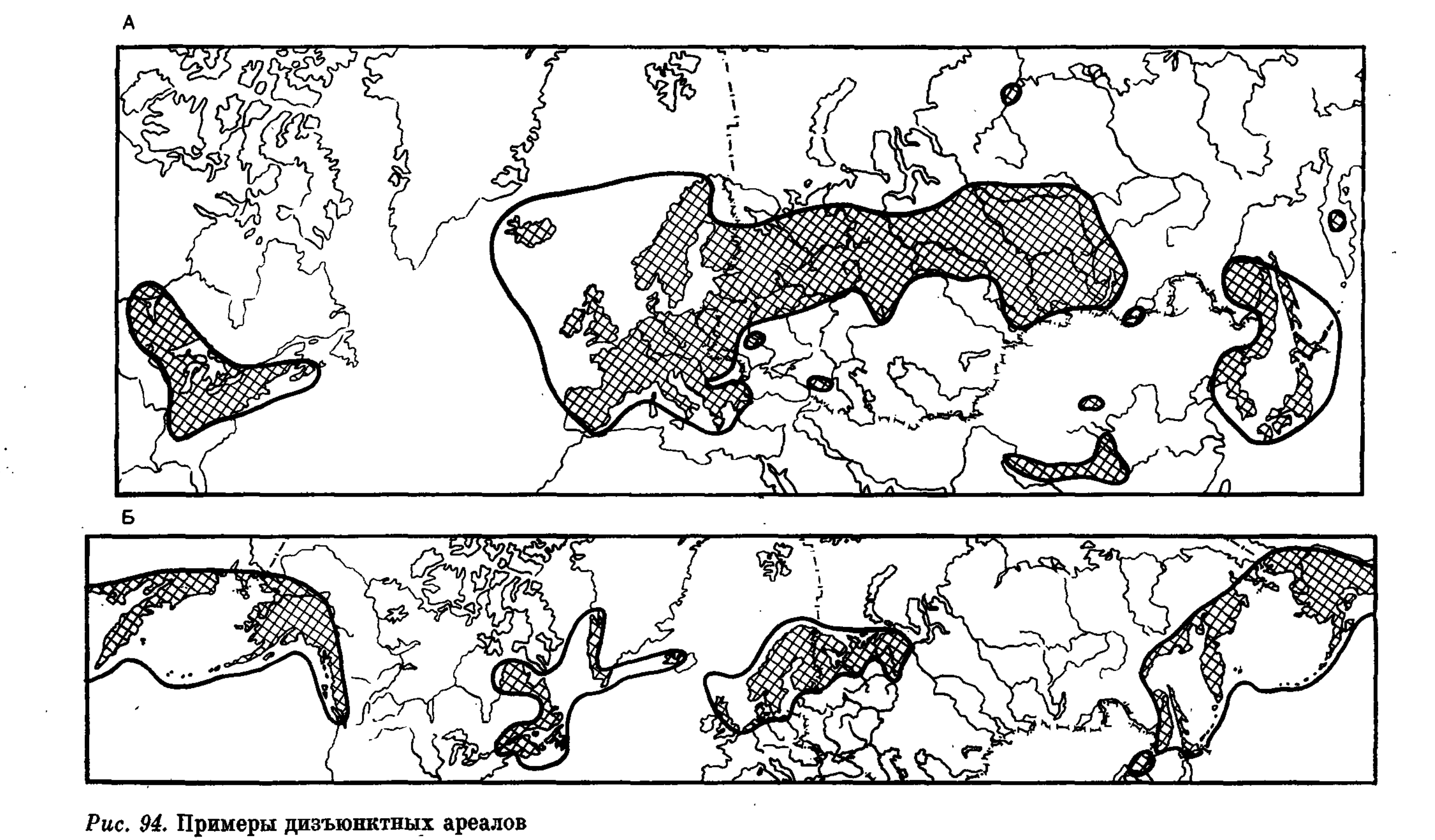


Рис. 94. Примеры дизъюнктных ареалов

А — шведский дерен (*Cornus suecica*); Б — обыкновенная кисличка (*Oxalis acetosella*) (по Толмачеву, 1974)

кривых «тенденций форм» и т. д. Следует помнить, что сумма разрозненных наблюдений значит меньше, чем один точно описанный факт изменения популяции на столько-то единиц, за такое-то время и такое-то число поколений при таких-то колебаниях численности и давлении отбора. Все «полевые» биологи и исследователи, работающие на базе зоологических музеев и гербариев, могут внести существенный вклад в познание темпов эволюции конкретных видов посредством точного и обстоятельного сбора материала в природе и его грамотной обработки.

В этой связи целесообразно пересмотреть и рационально (в том числе и биологически) обосновать предложенный Дж. Б. С. Холдейном (1949) показатель изменения средних величин признаков в течение эволюции в «дарвинах». Нам представляется, что для такого рода количественных измерений признака во времени нельзя брать слишком малые величины, так как даже на огромном материале количественное изменение признака порядка 2% между популяциями установить с достоверностью невозможно.

В целом, оценивая положение, сложившееся в настоящее время, можно сказать, что, с одной стороны, мы не имеем достаточно надежных методов изучения абсолютных темпов эволюции, а с другой стороны, уже имеющиеся в распоряжении исследователей методы используются недостаточно, причем здесь особенно сказывается недостаточно широкое применение точных количественных, биометрических методов исследования популяций.

5. Формы эволюции

Выше (гл. XII) говорилось об арогенезах и аллогенезах как двух главных типах протекания эволюционного процесса на уровне групп. Естественно, что оба этих типа связаны как с видообразованием (с филогенетической дифференцировкой), так и с эволюцией филумов (с онтогенетической дифференцировкой во времени).

В последнее время среди эволюционистов получили сравнительно широкое распространение взгляды Дж. Г. Симпсона (1944), предложившего различать видообразование, филетическую и квантовую эволюцию как различные формы эволюционного процесса. При этом видообразование (как форма эволюции) связано с распадением единой формы на несколько новых, образующих собственные экологические ниши в пределах той же адаптивной зоны; при филетической эволюции происходит сдвиг средних значений, характерных для группы (без разделения исходной формы на несколько); при квантовой эволюции — быстрый сдвиг характеристик группы (выведенной из состояния равновесия), при котором новое состояние равновесия резко отличается от начального, происходит быстрый и резкий переход групп от одной адаптивной зоны к другой (рис. 95).

Можно было бы привести огромное число конкретных примеров, показывающих ту или иную форму эволюции; не возникает никакого сомнения, что описанные Дж. Г. Симпсоном формы эволюции действительно наблюдаются в природе. Однако провести границы между этими формами эволюции весьма трудно (если вообще возможно). Филетическая эволюция, очевидно, присутствует в большинстве форм эволюционного процесса, поскольку

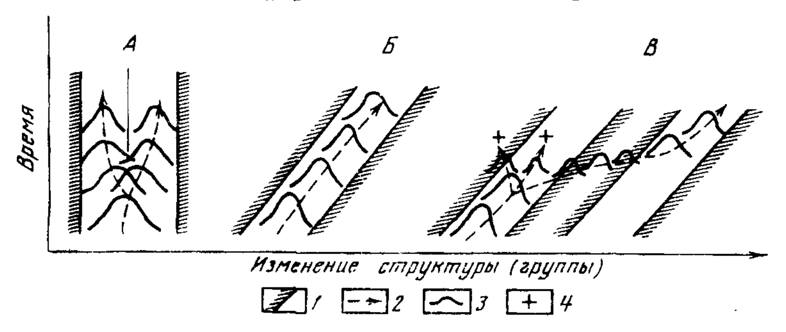


Рис. 95. Схематическое изображение некоторых особенностей трех форм эволюции

А — видообразование; *Б* — филетическая эволюция; *В* — квантовая эволюция (по Симпсону, 1944)

сдвиг средних значений признаков происходит очень часто, а в любом примере можно выделить достаточно малый отрезок филума, на котором не происходило бы дивергенции; при видообразовании как форме эволюции, при распадении единой формы на ранних этапах очень возможен процесс более быстрого развития, убыстрения темпов эволюции, попадающего тогда под определение квантовой эволюции.

Исходя из этого, а также учитывая возможность протекания формообразовательных процессов самых различных масштабов (что еще более затрудняет четкое разделение предложенных дробных форм эволюционного процесса), нам кажется целесообразным рассматривать в качестве самостоятельных лишь две главные формы эволюции: эволюцию типа аллогенеза, связанную с образованием пучков вновь возникающих новых форм и новых экологических ниш в пределах освоенной филумом адаптивной зоны, и эволюцию типа арогенеза, связанную с переходом группы в другую адаптивную зону, благодаря приобретению каких-то новых, принципиальных особенностей строения. Эти главные типы эволюции групп неизбежно являются и главными формами протекания эволюционного процесса на уровне таксонов самого разного масштаба — от популяций и видов до отрядов, классов и типов.

Здесь следует заметить, что вряд ли целесообразно связывать ту или иную форму эволюции с той или иной формой естествен-

ного отбора и утверждать, что, например, филетическая эволюция определяется в основном движущей формой отбора. Выше неоднократно подчеркивалось единство процесса отбора, разложимого лишь условно на разные типы или формы. В природе всегда действует естественный отбор, характеризующийся определенным вектором, т. е. одновременно и силой и направлением. Невозможно представить себе, чтобы стабилизирующий естественный отбор действовал в «чистом виде», без какого-либо вектора, равно как необоснованным выглядит предположение о том, что возможно действие исключительно движущей формы отбора без участия стабилизирующей. Все это принуждает нас признать нецелесообразным декларировать прямую связь между типом отбора и типом эволюционного развития группы; эти связи, несомненно, гораздо сложнее и многозначнее.

Глава тринадцатая

ЭВОЛЮЦИЯ И БИОСФЕРА

Мы уже упоминали о том, что наряду с косными (физико-географическими) факторами на эволюцию каждого вида живых организмов влияют многие факторы биотической среды. Нельзя забывать, что в действительности каждый вид в природе существует в пределах определенного комплекса абиотических и биотических условий — в определенном биоценозе, населяющем определенную территорию (или акваторию). Такие комплексы различных биоценозов с населяемыми ими территориями в сумме образуют биосферу.

Термин «биосфера» впервые употреблен Э. Зюссом в его классическом труде «Лик Земли» (1875). В. И. Вернадский, пришедший на основании своих геохимических исследований к выводу об исключительно большом значении живых организмов в протекании геохимических процессов на земной поверхности и в формировании лика Земли, сформулировал общее учение о биосфере в своей замечательной работе «Биосфера» (1926).

По В. И. Вернадскому, биосфера включает в себя собственно «живую пленку» Земли, или биосферу в узком смысле слова (сумму населяющих Землю в каждый данный момент живых организмов — «живое вещество»), а также область «былых биосфер», очерченную распределением на Земле биогенных осадочных пород. Живые организмы населяют всю гидросферу, нижние слои тропосферы и верхние слои литосферы (обычно проникая в ней на глубину десятков метров, а с подземными водами доходя до глубин в пару километров).

Биосфера — открытая термодинамическая система (рис. 96). В ней имеется энергетический вход, в который и поступает в основном на поверхность Земли солнечная энергия. Эта солнечная энергия частично поглощается первичными продуцентами — организмами-автотрофами, которые используют часть поглощенной энергии для производства органического вещества; организмы-гетеротрофы прямо или косвенно живут за счет первичных продуцентов. Все живые организмы, так или иначе используя друг друга, образуют гигантский биологический круговорот биосферы. Этот круговорот, однако, не полностью замкнут: часть продуктов выделяется живыми организмами и часть отмирающего «живого вещества» поступает в почвы и воды, используется микроорганизмами-минерализаторами, а остаток в виде простых неорганических соединений циркулирует в форме водных растворов, из которых выпадает, образуя за геологическое время мощные отложения осадочных пород. Оставшиеся же не до конца разложенными и минерализованными остатки отмерших живых организмов образуют отложения таких почти чисто биогенных пород, как каменные угли, торфы, сапропели, природные газы и т. д.

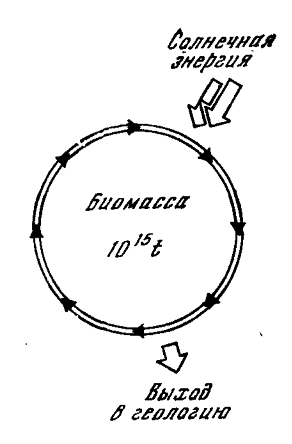


Рис. 96. Схема строения биосферы Земли

Стрелки — большой биологический круговорот вещества и энергии (ориг.)

В. И. Вернадский впервые рассмотрел проблемы эволюции биосферы в связи с общей эволюцией живых организмов на Земле и с биохимическими связями между ними, а также вопрос о значении воздействия промышленно-технической деятельности человечества на биосферу, ее геохимическую работу и состояние равновесия в ней. Придавая большое значение ставшей весьма мощной деятельности человечества (он считал, что человечество стало «новым геологическим фактором»), В. И. Вернадский предложил выделить ту часть биосферы, на которой особенно сильно сказывается воздействие человека, в понятие «ноосфера» (Вернадский, 1944). Из общего учения о биосфере В. И. Вернадского неизбежно также следовала необходимость формулировки «встречной», в основном биологической, комплексной дисциплины, изучающей конкретную работу отдельных биоценозов в общем биогеохимическом круговороте Земли. Такая дисциплина — биогеоценология — была создана В. Н. Сукачевым. Изучая и классифицируя различные фитоценозы (Сукачев, 1927, 1935, 1938), он прежде всего пришел к заключению о нецелесообразности по-

пыток разделения биоценоза и биотопа, биотических и абиотических, неизбежно связанных и друг на друга воздействующих элементов территории; далее В. Н. Сукачев совершенно правильно усмотрел в биосфере земли более или менее дискретные подразделения, отделенные друг от друга различными границами,— биогеоценозы. Биогеоценозы являются элементарными структурными подразделениями биосферы и в то же время — элементарной единицей биологического круговорота, т. е. протекающей в биосфере биогеохимической работы.

Биогеоценозы являются системами динамическими, но характеризующимися в то же время способностью находиться в течение достаточно длительного биологического времени (многих поколений живых организмов, входящих в биогеоценозы) в состоянии динамического равновесия. Биогеоценозы лишь флуктуируют по качественному и количественному составу входящих в их биоценозы видов и интенсивности биогеохимической работы в связи с флуктуациями абиотической среды, но возвращаются к типичному модальному состоянию. Таким образом, биогеоценозы являются элементарными биохорологическими единицами и элементарными ячейками биогеохимической работы в биосфере Земли (Сукачев, Дылис, 1964; Тимофеев-Ресовский, Тюрюканов, 1966).

1. Биосфера и человечество

В 1900 г. людей на Земле было примерно полтора миллиарда, сейчас их около 4 млрд., к 2000 г., согласно прогнозам, людей будет примерно 6—7 млрд., а через 100 лет ожидается цифра народонаселения, превышающая двадцать миллиардов.

Дело, однако, не в цифре народонаселения, как таковой: места на Земле хватит и для 50 млрд., и для большего числа людей. Важен другой аспект проблемы: некоторые экономисты примерно оценивают, что при достаточно хорошей организации хозяйства Земля может прокормить и снабдить различными видами биологического сырья около 8—12 млрд. человек. Следовательно, через 100 лет примерно половине народонаселения Земли будет не только не хватать пищи, но и биологического сырья, необходимого для разнообразных отраслей химической и других видов промышленности.

Следует напомнить, что 100 лет — не туманное отдаленное будущее, о котором можно и не думать, а всего лишь три поколения людей.

Необходимо учесть, что Земля не только снабжает человечество пищевым и другим биологическим сырьем. Жизнь на нашей планете, биосфера Земли поддерживает в равновесном состоянии газовый состав атмосферы, состав природных вод, а также в значительной мере влияет на климатические, почвообразовательные и другие физико-географические условия.

В последнее время быстро растет не только численность людей, но и объем и мощь технической и промышленно-хозяйственной деятельности человечества; при этом возможен серьезный подрыв всей жизни и деятельности биосферы Земли, который неизбежно скажется трагически на жизни самого человечества. Поэтому среди большого числа современных научно-технических проблем, которыми наша эпоха весьма богата, проблема о взаимоотношениях биосферы и человечества является «проблемой номер один», комплексное решение которой — задача всего естествознания (включая математику). Значение этой проблемы должно быть осознано людьми, и необходимость ее решения нельзя недооценивать.

Эту проблему можно рассмотреть на энергетическом входе в биологическом круговороте биосферы и на выходе из биологического круговорота «в геологию» (см. рис. 96).

Начнем с энергетического входа. На поверхность Земли падает определенное количество солнечной энергии. Конечно,«сработать» биологически может только та часть этой энергии, которая поглощается организмами-автотрофами, в основном зелеными растениями; способными к фотосинтезу. Из всей падающей на Землю солнечной энергии в разных регионах примерно от 1 до 10% поглощается растениями. Не вся поглощенная энергия идет на фотосинтез. Доля поглощенной солнечной энергии, используемой растениями, на фотосинтез — от 2 до 8%. При этом очень существенно заметить, что разные виды и группы растений обладают разными «коэффициентами полезного действия» фотосинтеза. Уже на энергетическом входе в биосферу человечество может кое-что сделать для того, чтобы растительность поглощала больше поступающей на Землю солнечной энергии; для этого необходимо в первую очередь повысить плотность зеленого покрова Земли. Пока человек в своей хозяйственной деятельности и в быту понижает эту плотность зеленого покрова Земли, небрежно обращаясь с лесами, лугами, полями, строительными площадками. Недостаточно озеленяя пустыни и степи, человек также снижает потенциальную плотность зеленого покрова. Но современная техника и уровень промышленного развития теоретически позволяют проделать обратную работу: повысить всемерно на всех пригодных для этого площадях земной поверхности и в водоемах (особенно пресноводных) плотность зеленого покрова. Это увеличение плотности зеленого покрова повысит процент поглощаемой солнечной энергии, причем повысить его, как показывают расчеты, можно в два раза.

Выше было сказано, что КПД фотосинтеза разных видов растений могут быть очень различны. Следовательно, здесь для человечества открывается еще одна возможность повышения биологической производительности Земли: на основе предварительного точного изучения КПД фотосинтеза различных видов растений стараться повышать долю участия в растительных со-

обществах, покрывающих Землю, растений с наивысшими КПД фотосинтеза. Этим можно, видимо, раза в полтора повысить тот процент солнечной энергии, который усваивается растениями и ведет к производству органического вещества на Земле.

Значит, уже на энергетическом входе в биосферу можно повысить биологическую производительность Земли примерно в три раза. Это как раз то, что человечеству необходимо через 100 лет.

Теперь перейдем к основному большому круговороту в биосфере. Здесь только путем охраны и рационализации использования «дикой» живой природы можно сделать очень многое. При общем повышении плотности зеленого покрова Земли легко можно будет повысить плотность и животного населения Земли. Путем точного изучения воспроизведения масс растительности, воспроизведения полезных человеку животных — пушных зверей, копытных, морских зверей, птиц, рыб и беспозвоночных, особенно в океане — мы сможем резко повысить полезную для человека продуктивность этого гигантского круговорота в биосфере.

Но мы можем — и мы на пути к этому — повысить и продуктивность сельскохозяйственных культур, культурных растений и домашних животных. Как раз за последние десятилетия генетика все глубже проникает в структуру и работу генотипа. Когда мы будем знать более или менее точно структуру и работу наследственного кода информации, мы сможем резко повысить эффективность селекции сельскохозяйственных культур с целью резкого повышения их производительности, полезной для человека. Кроме того, не следует забывать, что большинство используемых сейчас культурных растений и домашних животных — продукты одомашнивания, окультуривания и приручения и высева их около своих жилищ нашими далекими предками. Из почти 3 млн. видов животных, растений и микроорганизмов, населяющих Землю, человек может извлечь виды, вероятно много более полезные ему и более высокопродуктивные, чем те, которые он использует сейчас. За последние десятилетия почти ежегодно вводятся в культуру новые виды животных и растений. Кроме того, некоторые дикие промысловые звери, птицы, рыбы и растения превращаются человеком в «полукультурные» благодаря заботам об их охране, улучшении кормовых угодий, разведении и посадке молоди и рациональном использовании запасов. Наконец, в самое последнее время в культуру вводится целый ряд микроорганизмов и водорослей, дающих при культивировании на различных простых и дешевых средах очень высокий выход ценных белков, жиров, углеводов и ряда специальных химических соединений, нужных человеку.

Поэтому в большом биосферном круговороте человек, на основании уже сейчас предвидимых научно-технических возможностей, может получить в два-три, а может быть, и более раз больше продукции полезных для себя веществ, чем он получает се-

годня. Уже сейчас в некоторых странах используется более 20 видов водорослей для пищевых и кормовых целей, постоянно растет использование беспозвоночных, населяющих мировой океан, вводятся в культуру новые виды растений и животных.

Если за счет увеличения процента поглощаемой растениями солнечной энергии и повышения среднего КПД фотосинтеза растений можно увеличить продуктивность в два-три раза, а на большом биосферном круговороте повысить ее еще в три-четыре раза, мы можем в 6—12 раз повысить продуктивность биосферы Земли. И все это на основании того, что научно уже сейчас понятно и возможно.

Есть еще одна важная, но нерешенная биологическая проблема, имеющая самое прямое отношение к рассматриваемой «проблеме номер один». Мы до сих пор не знаем, почему в течение долгого времени (большого числа поколений живых организмов) такие сложные сообщества, как биогеоценозы,— если человек их не подрывает и не видоизменяет,— способны находиться в состоянии равновесия между составляющими их видами. Причину этого, положим, мы знаем: вся эволюция на Земле происходила в приспособлении живых организмов не только к неживой среде, но и друг к другу. Но механизмы, управляющие такими равновесными системами, нам пока не известны. И вот одной из задач биогеоценологии является точное изучение отдельных биогеоценотических круговоротов, в сумме составляющих общий круговорот веществ в биосфере, и изучение условий и закономерностей, создающих равновесное состояние, а также условий и воздействий, нарушающих эти равновесия.

Человеку, переделывая, улучшая сообщества в живом покрове Земли, т. е. занимаясь «управлением эволюцией», придется делать это не нарушая равновесия, а так, чтобы переводить сообщества живых организмов в разных местах из одного, менее выгодного для человека и менее продуктивного, в более выгодное и более продуктивное равновесное состояние.

Мы хорошо знаем, что значит нарушить равновесие. У завезенных в Австралию кроликов не оказалось врагов — хищников и паразитов. Кролики размножились в таком количестве, что стали национальным бедствием. И со времени их завоза в XIX в. до настоящего времени затрачены сотни миллионов, если не миллиарды долларов на борьбу с ними; эта борьба стала эффективной лишь в последнее время, когда удалось завезти в Австралию специфического паразита, сдерживающего рост численности и время от времени вызывающего эпидемии среди быстро размножающихся кроликов. Когда англичанам в Новую Зеландию и Австралию были завезены розы, оказалось, что на новом месте они съедались за один сезон тлями. Выяснилось, что у тли, завезенной вместе с розами, на новом месте опять-таки не было естественных врагов. Равновесие было восстановлено лишь тогда, когда из Ев-

ропы завезли божьих коровок — основных врагов тли. Таких примеров можно привести сотни (обзор см. Elton, 1958).

Следовательно, когда человек разрешит проблему равновесия в живой природе, он из биосферного круговорота сможет извлечь много больше, потому что тогда он действительно сознательно, научно, на рациональных основах сможет изменять и улучшать биологические сообщества в свою пользу. Если из этого возникнет возможность еще в полтора раза увеличить производительность биосферы, то в целом мы сможем получить значительно большее, чем десятикратное увеличение общей биологической продуктивности Земли.

И, наконец, рассмотрим выход из биосферы. Сейчас в ряде мест на Земле, на дне некоторых озер вместо ила, который минерализуется живыми организмами до растворимых неорганических солей, постепенно образуется сапропель — чрезвычайно интересное и ценное органическое вещество, состоящее в основном из углеводов, белков и жиров. Этот сапропель уже сейчас используется человеком: высшие сорта его можно превращать в пищевые вещества, более близкие — в кормовой материал для скота, а самые низкие сорта сапропеля можно употреблять в качестве органических удобрений. Однако пока сапропель используется людьми в очень незначительном количестве. Дело не в сапропеле как таковом, а в гораздо большем; в будущем на выходах из большого биосферного круговорота будут сидеть инженеры-биотехники, задачей которых будет не допускать деградации вещества, выходящего из большого биосферного круговорота, до состояния малоценных, мелких молекул, неорганических солей, в конечном счете какой-нибудь известки, получаемой из известняков, образующихся в виде осадочных горных пород в океанах. Эти инженеры-биотехники будут ловить выходящие из круговорота биосферы вещества в формах больших органических молекул углеводов, белков и жиров. Это — третий подход в возможном повышении продуктивности Земли.

Рассмотрев то, что происходит в биосфере, мы приходим к оптимистическому прогнозу: не в два, а в 10 с лишним раз человек может повысить продуктивность Земли, не подорвав производительных сил ее биосферы. Для этого людям совершенно необходимо, во-первых, организовать строгую охрану природы и разумную организацию промыслов (не подрывающих природные запасы), а во-вторых, серьезно приступить к обширным мероприятиям, направленным на резкое повышение биологической производительности Земли и интенсификацию биологических круговоротов в природных и культурных биогеоценозах.

Нормально работающая биосфера Земли не только снабжает человечество пищей и ценнейшим органическим сырьем, но и поддерживает в равновесном состоянии газовый состав атмосферы и растворы природных вод. Подрыв человеком (количественный и качественный) работы биосферы, следовательно, не только сни-

зит продукцию органического вещества на Земле, но и нарушит химическое равновесие в атмосфере и природных водах. Однако промышленная мощь уже сейчас достаточно велика для производства мелиоративных работ любого масштаба. Действительно, первичная биологическая производительность Земли связана с использованием поглощенной солнечной энергии первичными продуцентами в фотосинтезе и хемосинтезе. Если человечество вместо разрушения и сокращения перейдет к повышению средней плотности зеленого покрова Земли (для чего уже имеются все технические возможности), то только этим путем на энергетическом входе в биосферу биологическая производительность Земли может быть резко повышена, особенно в том случае, если в процессе мелиорации и повышения плотности зеленого покрова человек повысит в нем участие видов зеленых растений с высоким «коэффициентом полезного действия» фотосинтеза. Но уже для такой интродукции полезных видов в сообществе растений совершенно необходимо знание условий поддержания и нарушения биогеоценотического равновесия, иначе возможны «биологические катастрофы».

Далее, рационализируя биогеохимическую работу природных и культурных биогеоценозов, поставив на разумную основу теоретически исключительно богатые охотничьи, зверобойные, рыбные, лесные и другие промыслы, а также введя в культуру из огромного запаса диких видов новые группы микроорганизмов, растений и животных, человек может еще повысить биологическую производительность и полезную ему биологическую продуктивность биосферы.

Огромны также возможности селекции окультуренных микроорганизмов и растений в ближайшем будущем, когда селекционеры смогут использовать быстро развивающиеся достижения современной молекулярной генетики и феногенетики, к этому присоединяется развитие «экспериментальной эволюции» культурных растений, основанной на отдаленной гибридизации и создании полиплоидных форм. Агротехнике, несомненно, предстоит также переход на новые формы, резко повышающие урожай, может быть, с переходом от монокультур к поликультурам. Наконец, на выходах из биологических круговоротов люди и ближайшего будущего должны будут научиться «ловить» не малоценные, мелкомолекулярные продукты конечной минерализации органических остатков, а крупномолекулярное органическое вещество типа сапропелей. Все вышесказанное очерчивает некоторые важные направления «управляемой эволюции», о которой говорил в свое время Н. И. Вавилов и отнюдь не утопично, и лежит в пределах реальных возможностей науки и техники предвидимого будущего.

2. Биосфера и эволюция

Биосфера и составляющие ее биогеоценозы являются динамическими системами, поэтому неизбежно говорить об их эволюции. Некоторые вопросы, связанные с эволюцией биогеоценозов, были рассмотрены в гл. XI. Здесь мы кратко рассмотрим два основных возможных пути эволюции биосферы и биогеоценозов, а также некоторые конкретные пути их изучения.

В общей проблеме «биосфера и эволюция» можно различить два основных направления. Первым можно считать тривиальную неизбежность эволюции этих систем в связи с протекающей беспрерывно эволюцией всех видов живых организмов. Вторым направлением можно считать «прогрессивное», связанное с повышением интенсивности вещественно-энергетического круговорота, изменение самих биогеоценозов как систем (о чем кратко говорилось ранее). Для обоих названных выше направлений пока нет еще достаточно изученного с этих точек зрения материала. Ниже мы кратко в довольно не систематизированной и фрагментарной форме укажем некоторые пути накопления такого материала.

Сперва упомянем некоторые уже намечающиеся проблемы: изучение давления и направления отбора на популяции видов, входящих в различные биогеоценозы, а также изменение векторов отбора в связи с перестройками биогеоценозов; ускорение темпов эволюции культурных биогеоценозов (создание культурных биогеоценозов, видимо, ведет к более высоким темпам эволюционных изменений); наконец, обогащение биогеоценозов взятыми под охрану формами или частичное одомашнивание промысловых видов растений и животных человеком (все это неизбежно должно приводить к ускорению и изменению направления эволюции самих биогеоценозов как систем).

Перейдем к важнейшим путям накопления материала, необходимого для рассмотрения проблемы «биосфера и эволюция». В эволюционном аспекте особый интерес представляет изучение динамики численности, морфофизиологии и генетики популяций, границы которых совпадают с границами определенного биогеоценоза (что является, по-видимому, отнюдь не исключением, а правилом для видов с не слишком крупными и подвижными особями). Особенно интересным и важным является количественное установление связей и корреляций между динамикой, морфофизиологией и генетикой популяций разных видов, достаточно тесно взаимодействующих в пределах определенных биогеоценозов; именно в этом направлении следует ожидать накопления новых количественных данных о давлениях элементарных эволюционных факторов в природных условиях.

Большинство биогеоценозов, находящихся в состоянии относительно длительного динамического равновесия, представляет собой весьма сложные саморегулирующиеся системы. Поэтому особенно

важной является проблема изучения причин, механизмов и условий поддержания такого динамического равновесия в биогеоценозах. Для этого, однако, необходимо проведение больших работ в двух направлениях.

С одной стороны, необходимы тщательные количественные возможно полные и достаточно длительные стационарные исследования нескольких различных природных биогеоценозов; в качестве таковых целесообразно для начала избрать возможно простые биогеоценозы разного типа (например, сосновые боры и березовые колки в лесостепи, серию лугово-кустарниковых биогеоценозов в речных поймах и на склонах, отдельные болотины или озерки в лесной и таежной зонах и т. д.). Такие комплексные исследования должны учитывать количественно в течение различных сезонов года и в ряде последующих лет все живые и косные элементы биогеоценоза, а также динамику превращения энергии и веществ на выходе в биогеоценоз — в биологическом круговороте и на выходе — в сток и в атмосферу. Сходные исследования должны проводиться на модельных биогеоценозах с известными исходными компонентами и возможностью экспериментально изменять отдельные определенные параметры. Таких исследований пока, к сожалению, почти не проводится: наилучше исследованным в этом отношении участком биосферы является, по-видимому, Телермановское лесничество в Воронежской области, где более 35 лет назад В. Н. Сукачевым были организованы комплексные биогеоценотические исследования дубравы (Сукачев, 1961; Молчанов, 1963).

С другой стороны, столь же необходимо развивать теоретическое изучение условий и механизмов, создающих равновесные состояния в популяциях и биогеоценозах. Задачей таких исследований является создание математических, а затем и машинных моделей процессов установления и нарушения состояния динамического равновесия между генотипами в популяциях и видами в биогеоценозах; такие исследования лишь начинаются. Без знания условий и механизмов поддержания и нарушения динамического равновесия в биогеоценозах нельзя понять и правильно схематизировать действительное протекание эволюционных процессов в природе, всегда совершающихся в динамических биогеоценозах и более крупных комплексах — ландшафтах. Без этих знаний человек не сможет рационально и с действительной пользой для себя вмешиваться в процессы, протекающие в биосфере Земли.

В предвидимом будущем, несомненно, примут конкретные формы уже упоминавшиеся идеи В. И. Вернадского об эволюции биосферы в связи с эволюцией «живого вещества» и начнет развиваться новый раздел эволюционной биологии — эволюция биогеоценозов и биосферы. В этом направлении большое значение будет иметь развитие уже начатых работ в области эволюционной биохимии — изучение изменений основных биохимических

структур и процессов в филогенезе организмов, с распространением таких исследований на некоторые фундаментальные биохимические структуры, такие, как хлорофиллы и гемоглобины. С другой стороны, большой интерес могут представить в этой связи (к сожалению, почти еще не проводящиеся) работы по точной популяционной сравнительной морфофизиологии и аллелопатии на популяциях филогенетически близких и весьма далеких видов в разных типах биогеоценозов.

Наконец, с эволюционно-биохимической и генетической точек зрения интересно начать изучение случаев возникновения новых штаммов патогенных микроорганизмов и форм вредителей, по отношению к которым применяемые человеком средства защиты или иммунитет культурных растений и домашних животных оказываются неэффективными; эти случаи представляют собой протекание на наших глазах быстрого формообразования, нарушающего эволюционно сложившееся биогеоценотическое равновесие и взаимоприспособленность входящих в биоценозы видов.

* * *

Только что очерченные весьма кратко задачи необходимо и неизбежно придется решать в течение ближайших двух-трех поколений. Возможно не только не снизить производительность биосферы Земли, но повысить ее на порядок величин, применяя технически уже сейчас вполне реальные мероприятия. Однако для того чтобы эти мероприятия были действительно эффективны, необходимо их научное обоснование — всемерное развитие эволюционной биологии в широком смысле слова, морфофизиологии и генетики популяций, биогеоценологии и особенно решения проблемы равновесия в живой природе.

Всему этому и должно служить развитие общего эволюционного учения на широком современном уровне с учетом того, что оно неизбежно затрагивает и питает самые разнообразные разделы общей и прикладной биологии; эта мысль и лежала в основе написания настоящего очерка.

Глава четырнадцатая

О НОВЫХ НАПРАВЛЕНИЯХ И УСЛОВИЯХ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

В связи с современным состоянием общего учения об эволюции организмов необходимо, наряду с уже сформировавшимися разделами эволюционной биологии, более четко выделять и развивать несколько новых направлений, с одной стороны, и более четко определить основные условия успешного развития эволюционных исследований — с другой.

1. Развитие «полевой эволюционной биологии»

В настоящее время довольно много исследований проводится в областях экологии и биогеоценологии. К сожалению, под экологией часто понимаются довольно неопределенные исследования в области «нормальной» физиологии того или иного вида, проводимые преимущественно в полевых условиях, или весьма общие, без ясно сформулированной цели исследования «взаимоотношений организма со средой», а биогеоценологические работы редко учитывают количественное участие косных компонентов в общем биогеоценотическом процессе. Кроме того, очень многие полевые исследования не носят достаточно строго количественного характера и обычно оторваны от чисто популяционно-динамических исследований.

Одной из важнейших задач полевой эволюционной биологии является достаточно точное определение границ изучаемых популяций и связи популяций с определенными природными биогеоценозами (или комплексами территориально-смежных биогеоценозов). Это возможно, в частности, путем анализа частотного распределения возможно большего числа дискретных, обычно альтернативных, признаков, для которых известен характер наследования (такой материал в настоящее время дает биохимическая популяционная генетика, а также фенетика). Далее, необходимо изучение в течение нескольких лет временных (сезонных и апериодических) колебаний численности особей в популяции. При невозможности или трудности учета абсолютных чисел необходимо определять относительную численность особей во времени. Чрезвычайно важным является количественное или хотя бы полуколичественное установление связей динамики численности изучаемой популяции с динамикой других биотических и абиотических компонент соответствующих биогеоценозов. Наконец, необходимо всемерное развитие в пределах полевых эволюционно-биологических исследований новой зарождающейся области популяционных морфофизиологических (фенетических) работ, дающих возмож-

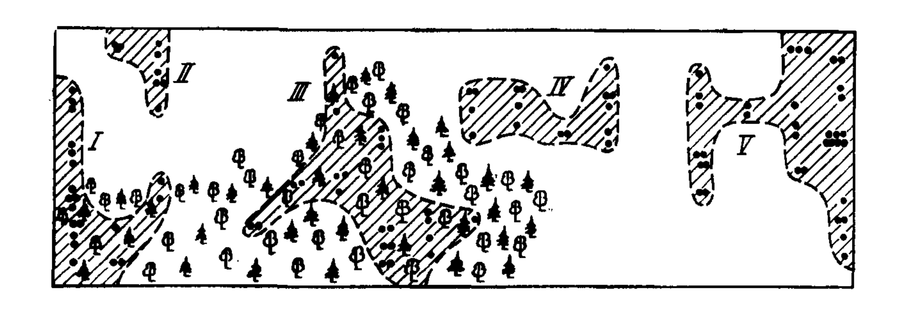


Рис. 97. Пример полевых эволюционных исследований, связанных с изучением внутрипопуляционных группировок особей методами фенетики

Распределение рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*) на территории, занятой молодым и старым (на схеме — значками, изображающими деревья) лесом, площадью 850×250 м в окрестностях пос. Чашниково, Московская обл. Точки — места вылова отдельных зверьков, пунктир — границы пространственных группировок. По ряду генетически обусловленных признаков строения черепа группы I + II достоверно отличаются от группы IV + V; эти две совокупности являются, очевидно, разными пространственно-генетическими группировками (демами) (по Крылову, Яблокову, 1972)

ность точного морфофизиологического сравнения различных внутривидовых популяций и групп популяций; где это возможно, желательно на изучаемых в описанных выше направлениях популяциях проводить хотя бы предварительные популяционно-генетические исследования, позволяющие судить о наиболее часто встречающихся в данной популяции генотипах (рис. 97). Например, методы биохимической популяционной генетики, особенно развившейся за последние 10—15 лет, позволяют проводить анализ аллельных частот для многих десятков генетических систем, контролирующих синтез изозимов и неферментных белков. С помощью биохимических (и других современных) методов можно достаточно надежно определить, например, в какой реке нерестилась та или иная популяция лососей, добытая в открытом море, определить географическое происхождение стаи, стада или даже отдельных животных на их миграционных путях. Подобные комплексные, разносторонние и вместе с тем ясно целенаправленные исследования определенных популяций и должны составлять содержание полевой эволюционной биологии. Проведение этих исследований работниками, владеющими основными знаниями в области современного учения о микроэволюционных процессах, позволит целенаправленно, а потому достаточно быстро и эффективно собрать необходимый материал об относительном значении основных параметров пусковых процессов эволюции в природных условиях и у представителей различных групп живых организмов.

На первый взгляд кажется, что исследования в области сформулированной выше полевой эволюционной биологии являются «непроворотимо сложными». На самом деле это не так: необходима лишь известная организация работ различных исследова-

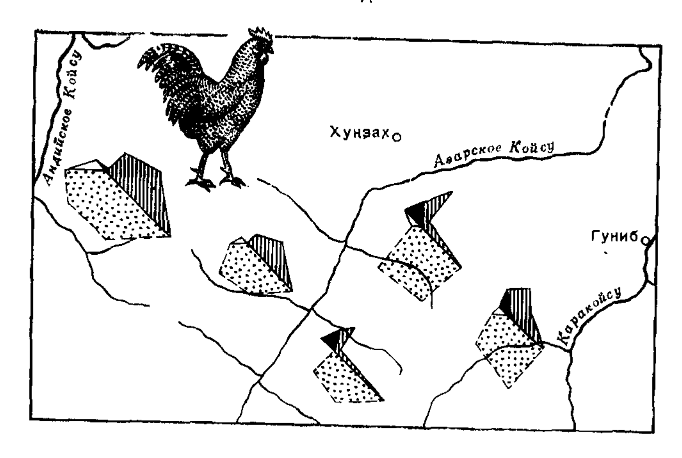
телей, выбор подходящих популяций (лучше всего обычных многочисленных тривиальных видов!), концентрация на них работ различных исследователей и, что особенно важно, исследователей, объединенных общей «микроэволюционной целеустремленностью». Такая организация работ не увеличит, а, наоборот, значительно сократит трудоемкость в области полевой эволюционной биологии; достаточно вспомнить об огромном объеме проводящихся сейчас полевых биологических исследований, почти не связанных друг с другом, не объединенных общими целями, проводимых биологами, не владеющими подчас даже элементарными знаниями в области современных разделов эволюционного учения и не объединенных общими теоретическими задачами, что ведет неизбежно к чрезвычайному распылению сил и невозможности использования большей части получаемых таким путем данных для решения каких-либо больших теоретических (а часто и практических) проблем.

2. Развитие фено- и геногеографии

Предметом и единицей исследования полевой эволюционной биологии является популяция или группа смежных популяций. Наряду с таким подходом для развития современного микроэволюционного учения чрезвычайно важным является развитие особой дисциплины — феногеографии. Для микроэволюционного изучения важным является знание распространения (включая относительные численности) отдельных признаков в пределах всего ареала вида: при этом изучаемые признаки по возможности должны быть элементарными, дискретными (неподразделимые путем скрещивания и расщепления — фены). Количественная картина ареалов таких признаков в пределах ареала вида дает очень много и прежде всего — количественную картину генетической взаимосвязанности популяций в их микроэволюционной судьбе, связь в динамике распространения между разными признаками, выяснения центров исторического возникновения определенных признаков или групп признаков и, наконец, картину действительного возникновения части географических внутривидовых форм — подвидов.

Подвиды в пределах вида могут, несомненно, возникать различными путями (о чем кратко говорилось в гл. X). Основными из этих путей можно считать два: образование достаточных внутривидовых барьеров с последующим обособлением сразу целых групп признаков и совпадения (трансгрессии) ареалов различных (могущих иметь таксономическое значение) признаков в пределах определенных территорий. Феногеография, проводимая на удобных для генетических исследований видах (или на видах, хорошо уже изученных генетически), должна завершиться развитием сформулированной в свое время А. С. Серебровским (1929) *геногеографии*, т. е. изучением распространения отдель-

А



Б.

Рис. 98. Примеры феногеографических исследований

А — феногеография кур (*Gallus domestica*) в одном из районов Горного Дагестана; учтены фены, связанные с формой гребня и особенностями окраски оперения. Обратить внимание на различный спектр частот фенов (генов) к западу и востоку от р. Аварское Койсу. *Б* — феногеография прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) по одному из признаков окраски на большей части ареала (*А* — по Серебровскому, 1970; *Б* — по данным ИБР АН СССР)

ных аллелей в пределах ареала вида; конечно, доведение феногеографии до уровня геногеографии представляет особенную ценность при анализе микроэволюционных процессов (рис. 98). Описанная в предыдущем абзаце полевая эволюционная биология, в частности популяционная морфология, несомненно, явится важным поставщиком материала и для развития феногеографии, так как феногеографическая картина в пределах видового ареала является сводкой знаний о встречаемости определенных фенов во всех популяциях данного вида.

Так же, как и в отношении полевой эволюционной биологии, необходимо подчеркнуть, что вряд ли развитие феногеографии явится большой дополнительной «нагрузкой» для многочисленной армии биогеографов (зоо- и фитогеографов). При выборе подходящих объектов (видов с большой численностью особей и в больших сериях доступных для изучения), при монографической обработке внутривидовой изменчивости и внутривидовых таксонов, небольшие дополнения к музейному материалу (и изучение большого свежего материала по отдельным популяциям) легко позволят в первом приближении построить феногеографические карты вида. Такие предварительные карты легко могут дополняться и уточняться другими исследователями в последующих работах.

3. Развитие «эволюционной математики», палеонтологии и молекулярной биологии

И полевая эволюционная биология и фено(гено)-география посвящены сбору и обработке конкретного природного материала; наряду с этим для развития учения о микроэволюционных процессах весьма важным является всестороннее развитие наших теоретических представлений и методов количественного анализа взаимодействий различных факторов и параметров. Этому посвящена особая дисциплина — эволюционная математика. Задачами современной эволюционной математики являются: определение пограничных и предельных состояний в действии отдельных эволюционных факторов и в их взаимодействиях, анализ проблемы внутрипопуляционных и межпопуляционных динамически-равновесных состояний в отношении различных генотипов (внутрипопуляционный полиморфизм), анализ состояний равновесия и нарушений этого равновесия в сообществах разных видов в пределах биогеоценоза и количественный анализ биогеоценотических взаимоотношений в биосфере, а также создание программ для построения машинных моделей, которые позволили бы быстро проверять влияние изменений определенных параметров и давлений отдельных факторов на протекание определенных микроэволюционных процессов. В области эволюционной математики

уже имеется большой «задел», созданный известными работами Дж. Г. Гарди, А. Р. Фишера, В. Вольтерра, В. А. Костицина, Г. Ф. Гаузе, Дж. Б. С. Холдейна, Т. Кимура, С. Райта, А. А. Ляпунова, И. А. Полетаева, С. С. Четверикова, А. Н. Колмогорова, Ю. М. Свирежева, В. Людвига, В. А. Ратнера и др.

Необходимо, однако, на современном уровне (как математическом, так и биологическом) развивать новый синтез генетической, популяционной и эволюционной математики, позволяющей с достаточной точностью оценивать относительное значение и пределы возможного действия различных эволюционных факторов. Для развития эволюционной математики особенно важным является образование уже упоминавшихся «невидимых коллективов», т. е. в данном случае тесной идейной кооперации генетиков, эволюционистов и математиков.

Важным новым направлением развития эволюционных исследований несомненно окажется целенаправленное накопление нового обширного палеонтологического материала. По существу, мы стоим перед необходимостью пересмотра огромного собранного палеонтологического материала с популяционно-генетических, микроэволюционных позиций. Важными направлениями работы в этом отношении должны явиться выделение элементарных признаков — фенов, и анализ их распространения в пространстве и времени в определенных филумах, т. е. развитие палеофенетики и палеофеногеографии (Сарычева, Яблоков, 1973).

Важным новым направлением дальнейшего развития эволюционных исследований является также развитие «эволюционной молекулярной биологии» (Ayala, 1976).

4. Об условиях успешного развития эволюционных исследований

Уже упоминалось о необходимых «организационных» мероприятиях, связанных с развитием новых направлений эволюционных исследований. В конце этой части подчеркнем важнейшие условия развития не только этих новых направлений, но и всего эволюционного учения.

Прежде всего необходимо теоретическое «оживление» и расширение работ в области современной систематики и биогеографии как зооологической, так и особенно ботанической. Действительно, в связи с бурным развитием некоторых современных разделов экспериментальной биологии, привлекающей в свои области наиболее активные группы молодых исследователей-биологов, классические «описательные» разделы полевой и музейной ботаники и зоологии в известной мере замерли, «захирели» и отступили на задний план. В то же время становится все более ясным, что интенсивное развитие этих классических разделов биологии на новом уровне именно сейчас является важнейшей задачей в

связи с решением больших теоретических и практических проблем биологии.

Необходима полная и по возможности количественная инвентаризация флоры и фауны для решения задач, связанных с повышением биологической продуктивности Земли. Как указывалось в предыдущем разделе этой главы, еще более детальная, количественно точная и, что особенно важно, основанная на современных генетико-эволюционных теоретических позициях инвентаризация и описание отдельных популяций, групп популяций и регионов в пределах ареалов определенных видов растений и животных совершенно необходима для дальнейшего успешного развития наших представлений о механизмах эволюции. Все это заставляет требовать и ожидать развития теоретических систематики и биогеографии, внедрения знания основ современного эволюционного учения, генетики и ряда разделов экспериментальной биологии в среду «описательных» биологов и рациональной организации музейной и полевой биологии.

Особенное значение для развития новых эволюционных дисциплин может иметь повышение уровня и соответствующее расширение тематики работ на биологических станциях, в комплексных экспедициях и заповедниках. Обычно в достаточной мере случайной и фрагментарной является тематика и методика проведения биологических исследований, могущих иметь большое значение для решения как эволюционных проблем, так и некоторых общих проблем прикладной биологии в больших системах и учреждениях прикладной биологии: медицинских, сельскохозяйственных, охотничье-промысловых, рыбохозяйственных, землеустроительных и др. Внедрение знания современного эволюционного учения в эти системы позволит без значительного расширения и увеличения трудоемкости работ собирать ценнейший популяционный материал для решения ряда микроэволюционных проблем, что будет в то же время повышать качество и эффективность работ в области непосредственных прикладных задач соответствующих учреждений и систем.

В настоящее время, выделяются огромные суммы на научно-исследовательскую работу. Важным является не только увеличение кадров научных работников и расширение сети существующих научных институтов, но и рациональное, возможно более полное, использование уже существующих возможностей. В этом отношении большое значение имеет уже упоминавшееся развитие «невидимых коллективов» в науке. Оно должно сводиться к тому, чтобы научные работники разных специальностей заинтересовывали друг друга в проведении общих исследований. Основной предпосылкой для создания «невидимых коллективов» является отнюдь не переквалификация исследователей: представителям различных научных дисциплин необходимо лишь достаточно глубоко ознакомиться с соответствующей другой дисциплиной, для того чтобы иметь возможность творчески обсуждать общую проблематику.

Например, для успешного развития эволюционной математики необходимо привлекать «настоящих» математиков; последние, однако, должны настолько ориентироваться в биологии и вникнуть в биологическую «суть дела», чтобы иметь возможность корректно и адекватно переводить биологические понятия и задачи на свой язык понятий и задач математических. Биолог-эволюционист вовсе не должен заниматься конкретным применением математики в своих работах «в меру своих сил и возможностей»; он, так же как и математик, должен лишь понимать логический ход рассуждений и общие принципы недоступного ему в профессиональных применениях математического аппарата.

Создание «невидимых коллективов», распространение знаний в области современного эволюционного учения и современной генетики среди биологов разного профиля вместе с рационализацией комплексных полевых исследований, несомненно, приведет к быстрому накоплению и эффективному теоретическому использованию огромного нового фактического материала.

При сборе материала и постановке опытов очень многим биологам необходимо помнить о соответствии методики и характера проводимой работы той основной задаче, которая ставится в исследовании; часто биологи делают важную методологическую ошибку в своих исследованиях, стараясь получить побольше разнородного материала (в связи с чем основной материал оказывается недостаточным), а благодаря неправильной постановке задачи в конце концов часто получается одно уравнение с несколькими неизвестными, которое, как известно, не имеет однозначного решения.

Перед проведением дорогостоящих мероприятий по акклиматизации и реакклиматизации совершенно необходим предварительный анализ популяции, намеченной к переселению. Можно привести десятки примеров эволюционно-генетически непродуманных дорогостоящих экспериментов по «переделке природы», приведших к неблагоприятным эволюционно-генетическим последствиям. Среди этих примеров перевозка дальневосточных кабанов в Подмосковье, где до этого жили европейские кабаны с иным числом хромосом; создание гибридной популяции оленей в Крыму вместо реакклиматизации здесь европейского благородного оленя; «встречные перевозки» зайцев-русаков и фазанов из одного региона в другой, которые подорвали подвидовое и популяционное разнообразие этих видов и т. д. Утеря генетического разнообразия вида — не только утрата многотысячелетних результатов предшествующей эволюции, но и, как правило, снижение устойчивости вида к воздействию неблагоприятных факторов среды. Из сказанного ясно, что любым мероприятиям по изменению природы, включая, в частности, и освоение под агроценозы ранее не использовавшихся природных биогеоценозов, должно предшествовать не только технико-экономическое обоснование, но и тщательнейший эволюционный анализ, предусматривающий и прогноз смены ценозов, и прог-

ноз смены отдельных видов, и спектра флоры, фауны и микроорганизмов, и прогноз изменения генофондов популяций хозяйственно ценных или существенных для функционирования биогеоценозов видов.

Наконец, необходимым для развития как теоретической, так и прикладной биологии, расширения и углубления эволюционных исследований является внедрение в программы высших учебных заведений, выпускающих биологов разного профиля, знаний о задачах и состоянии современного эволюционного учения, а также оживление общебиологических, эволюционных интересов всех биологов. Этому может содействовать создание «невидимых коллективов» и сотрудничество различных ученых и учреждений в разработке проблем эволюционной биологии.

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Основы современной эволюционной теории были заложены Ч. Дарвином; открыв принцип естественного отбора, он смог построить естественно-научную теорию эволюции. Как отмечалось в первой части книги, с одной стороны, эволюционная теория необычайно быстро и широко проникла во все разделы биологии; с другой же стороны, в конце XIX — начале XX в. появились разнообразные антидарвинистические высказывания. Все они исходили не из объяснения эволюционных явлений с помощью применения каких-либо новых естественно-исторических принципов, а из описания эволюции с точки зрения старых натурфилософских воззрений и телеологических рассуждений. Замедлилось и развитие самой теории Ч. Дарвина, а среди искренних ее приверженцев многие стали допускать отклонения в различные формы ламаркизма. Объяснялось все это тем, что, описывая сложные эволюционные явления, биологи для них придумывали кажущиеся им наиболее простыми объяснения. В развитии дарвинизма еще не было возможности опереться на достаточно ясно и точно изученные исходные пусковые механизмы эволюции. Только наступившее в 20-е годы нашего века воссоединение молодой дисциплины генетики с классическим дарвинизмом позволило выделить элементарный эволюционный материал, элементарные эволюционные факторы, определить элементарную эволюционную структуру и явление; исходя из этого можно было начать выявлять пусковые механизмы, лежащие в основе возникновения различных эволюционных явлений. Синтез генетики и дарвинизма вызвал развитие учения о микроэволюционных процессах, лежащих в основе всей эволюции живых организмов на Земле.

В самом общем виде схему эволюционного процесса можно описать следующим образом. Основой жизни является конвариантная редупликация основных макромолекулярных управляющих структур, совершающаяся по матричному принципу. Неизбежно происходящие наследственные изменения (являющиеся результатом конечной стабильности любых физико-химических структур) определяют неисчерпаемое генетическое многообразие даже внутри группы близко родственных, скрещивающихся осо-

бей. В результате потенциальной геометрической прогрессии размножения возникает «давление жизни», вместе с изменчивостью приводящее к естественному отбору и последующему размножению лишь небольшого числа из появляющихся на свет особей.

Элементарным эволюционным материалом являются мутации, а элементарной эволюционной структурой — популяция как группа особей, объединенных той или иной степенью панмиксии, и частично изолированная от других подобных групп особей внутри вида. Элементарное эволюционное явление — устойчивое изменение генотипического состава популяции,— возникает в результате давления мутационного процесса, популяционных волн, изоляции и всегда происходит под направляющим действием естественного отбора.

В процессе эволюции отдельные особи могут приобретать свойства, делающие невозможным эффективное скрещивание с другими особями; возникновение репродуктивной изоляции означает прекращение внутривидовых нивелировок путем скрещивания и в конце концов ведет к возникновению нового вида как качественного этапа эволюционного процесса. С возникновением нового вида возникает межвидовая конкуренция и начинает действовать межвидовой отбор. Все это ведет к изумительному разнообразию и богатству органического мира.

Новым и методологически наиболее существенным в современном эволюционном учении, несомненно, является комплексное и достаточно точное описание, с последующим анализом протекающих в пределах каждого вида живых организмов микроэволюционных процессов (которому в связи с этим посвящена вся вторая часть книги). Изучение микроэволюционных процессов ведет к ясному пониманию существа и механизмов видообразования и возникновения любых пусковых механизмов эволюции. При этом, однако, принципиальных границ между микро- и макроэволюцией нет; в пределах каждого существующего и вновь образующегося вида протекают все те же микроэволюционные процессы, и прекращение панмиксии неизбежно влечет за собой во времени все продолжающуюся дивергенцию филумов. Явным недоразумением является еще до сих пор встречающееся среди биологов мнение о принципиальном различии процессов микро- и макроэволюции.

Известные в настоящее время достаточно хорошо пусковые механизмы эволюции позволяют понять возникновение любых особенностей, характеризующих живые организмы: любой биохимический признак или особенность вещественно-энергетического круговорота в биогеоценозе являются эволюционно-возникающими признаками.

В заключение можно выделить интересные, с нашей точки зрения, направления эволюционных исследований ближайшего будущего.

Пожалуй, наиболее интересным является всестороннее, комплексное изучение протекания микроэволюционного процесса. С одной стороны, как нами уже упоминалось во второй части книги, до сих пор мы располагаем относительно очень небогатым материалом по количественной оценке давлений различных эволюционных факторов в природных популяциях; да и очень слабо еще изучены весьма различные в разных случаях границы между природными популяциями, а в связи с этим — и степень панмиксии и соответственно перемешивания в разных парах и группах популяций. С другой стороны, необходимо расширить точное количественное изучение различных популяционных процессов в экспериментах на модельных популяциях разной степени сложности. Наконец, необходимо всемерно развивать заложенные уже основы математической популяционной генетики и эволюционной математики; это позволит строить математические модели, могущие иметь большое эвристическое значение в развитии учения о микроэволюционных процессах.

Почти не начата еще работа по изучению микроэволюционных процессов в связи с параллельным изучением биогеоценозов как среды протекания популяционных явлений. Здесь можно указать на важность сравнительного изучения динамики популяций и давления в них эволюционных факторов в пределах одного и того же вида, но в возможно различных по своей структуре и видовому составу биогеоценозах; это дало бы материал для суждения о значении биотической среды при протекании популяционно-генетических процессов и для оценки некоторых сторон эволюции самих биогеоценозов. Большое, в том числе практическое значение должны иметь попытки действенного применения генетических и селекционных методов при создании новых агроценозов и частичной перестройке природных промысловых биогеоценозов; в этих случаях могут быть созданы системы с относительно очень быстрым протеканием эволюционных процессов, при биогеоценотических перестройках. Наконец, в этом же направлении очень интересным может оказаться сравнительное изучение популяций внутри вида.

Как было показано в разных главах книги, мы пока далеко не во всех случаях можем детально и с достаточной достоверностью объяснить такие сложные эволюционные феномены как различные модусы органогенеза, типы эволюции групп и т. д. В этом направлении описания классических эволюционных феноменов крупного масштаба необходима, несомненно, значительная работа. Вероятно, по мере ее завершения эта работа даст возможность вскрыть немало новых и интересных особенностей эволюции.

Во введении нами указывалось, что до настоящего времени многие биологи считают развитие эволюционного учения практически завершенным и лишенным широких перспектив в будущем. В этой книге мы попытались показать, что синтез генетики и

классического учения Ч. Дарвина привел к бурному развитию некоторых разделов эволюционного учения и что в ближайшем будущем можно ожидать дальнейшего расцвета эволюционных исследований. Более того, надо стремиться к возрождению активного интереса к эволюционным проблемам и «эволюционного мышления» в среде биологов различных за последнее время размножившихся и специализировавшихся биологических дисциплин; это послужит как обогащению самого эволюционного учения новым фактическим материалом, так и приведет к более широкому и глубокому развитию этих различных биологических дисциплин и восстановлению утраченных связей между многими из них.

ЛИТЕРАТУРА[1]

Аверьянова Т. М. 1972. Системы скрещиваний и эволюция.— В сб.: Организация и эволюция живого. Л., «Наука», с. 116—120.

Агаджанян А. К. 1972. Лемминговые фауны среднего и позднего плейстоцена.— Бюл. Комиссии по изуч. четвертичного периода, 39, с. 67—81.

Андрияшев А. П. 1944. Прерывистость распространения морской фауны в Северном полушарии.— Природа, 1, с. 44—52.

Астауров Б. Л. 1927. Наследование наследственных изменений галтеров у *Drosophila melanogaster* Schin.— Журн. эксп. биол. Сер. А, 3, 1—2, с. 1—61.

Астауров Б. Л. 1974. Наследственность и развитие. Избр. труды. М., «Наука», с. 8—360.

Баранов П. А., Астауров Б. А. 1956. Вступительная статья.— В сб.: Полиплоидия. М., ИЛ, с. 5—22.

Бабков В. В. 1973. Модель популяции со строгой пространственной изоляцией.— В сб.: Некоторые проблемы теории эволюции, 7. Второй Моск. мед. ин-т, с. 91—101.

Бекетов А. Н. 1896. География растений. СПб.

Беклемишев В. Н. 1931. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ.— Труды по защите растений, 1, 2.

Беклемишев В. Н. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 65, 2, с. 42—48.

Белозерский А. Н. 1962. Видовая специфичность нуклеиновых кислот.— Труды V биохим. конгресса. М., Изд-во АН СССР, с. 202—214.

Белозерский А. Н. 1964. Состав нуклеиновых кислот и эволюционная систематика.— В. сб.: Молекулярная биология. М., «Наука».

Беляев М. М. 1947. Окраска животных и естественный отбор. М.

Берг Л. С. 1910. О виде и его подразделениях.— Биол. журн., 1, 3, с. 110—116.

Берг Л. С. 1919. О причинах сходства фауны северных частей Атлантического и Тихого океанов.— Изв. Рос. Академии наук, 16.

Берг Л. С. 1922. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей.— Труды Геогр. ин-та, 1. Пг.

Берг Л. С. 1923. Рыбы пресных вод России. М., Госиздат.

Берг Л. С. 1934. Яровые и озимые расы у проходных рыб.— Изв. АН СССР. Отд. мат., ест., 5, с. 711—732.

---

[1] В предлагаемый вниманию читателей список литературы внесены, во-первых, работы 1920—1940-х годов, приведшие к формированию современного микроэволюционного учения; во-вторых, работы, на которые даются конкретные ссылки в тексте по поводу частых примеров, и в-третьих, крупные специальные обобщения, связанные с развитием эволюционных взглядов. Обычно приводятся лишь первые и последние работы из серии однородных работ отдельных авторов. Более полный список эволюционной литературы приведен в 1-м и в немецком изданиях этой книги (1969, 1975)

Берг Л. С. 1964. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор.— В сб.: Применение математических методов в биологии. Изд-во ЛГУ, с. 23—60.

Береговой В. Е. 1967. Проблемы подвида и популяции полиморфных видов.— Журн. общей биол., 28, 1, с. 50—63.

Береговой В. Е. 1975. Геногеография животных.— Проблемы эволюции, 4, с. 187—192.

Бляхер Л. Я. 1976. Проблемы морфологии животных. Исторические очерки. М., «Наука», 360 с.

Благовещенский А. В. 1950. Биохимические основы эволюционного процесса у растений. М.—Л., Изд-во АН СССР.

Блюменфельд Л. А. 1974. Физические аспекты биологической эволюции.— В сб.: Философия и теория эволюции. М., «Наука», с. 56—71.

Блюмкин В. Н., Жданов В. М. 1973. Влияние вирусов на хромосомный аппарат и деление клеток. М., «Медицина», с. 3—267.

Бобринский Н. А. 1927. Зоогеография и эволюция. М.—Л., Госиздат.

Большаков В. Н. 1968. О соотношении клинальной изменчивости и структуры вида.— Зоол. журн., 47, 6, с. 807—815.

Большаков В. Н., Васильев А. Г. 1975. Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала.— В сб.: Популяционная изменчивость животных. Свердловск, УНЦ АН СССР, с. 3—31.

Борисяк А. А. 1940. Палеонтология и дарвинизм.— Журн. общей биол., 1, 1, с. 46—58.

Бреславец Л. П. 1963. Полиплоидия в природе и опыте. М., Изд-во АН СССР.

Бурмакин Е. В. 1956. Об изменениях в морфологии сазана, акклиматизированного в бассейне озера Балхаш.— Зоол. журн., 35, 12, с. 1887—1891.

Вавилов Н. И. 1922. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.— Труды по прикладной ботанике и селекции, 16, 2. Саратовское кн. изд-во.

Вавилов Н. И. 1926. Центры происхождения культурных растений. Л.

Вавилов Н. И. 1927. Географические закономерности в распределении генов у культурных растений.— Труды Бюро прикладной ботаники, генетики и селекции, 17, 3.

Вавилов Н. И. 1931. Линнеевский вид как система.— Труды бюро прикладной ботаники, генетики и селекции, 26, 3, с. 109—134.

Варшавский С. Н., Шилов М. Н. 1959. Опыт картирования поселений больших песчанок в Северном Приаралье.— В кн.: География населения наземных животных и методы его изучения. М., Изд-во АН СССР, с. 113—123.

Васин Б. Н. 1928. Генетический анализ признака в популяции.— Журн. эксп. биол., 4, 1, с. 77—92.

Верещагин Н. К. 1959. Млекопитающие Кавказа. М.—Л., Изд-во АН СССР.

Вернадский В. И. 1926а. Биосфера. Очерки первый и второй. Л., Научно-техническое изд-во (см. также: Избр. соч., т. V, 1960, Изд-во АН СССР, и сб. «Биосфера». М., «Мысль», 1967).

Вернадский В. И. 1926б. О размножении организмов и его значении в строении биосферы.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 20, 9, с. 697—726.

Вернадский В. И. 1928. Эволюция видов и живое вещество.— Природа, 3, с. 227—250.

Вернадский В. И. 1944. Несколько слов о ноосфере.— Усп. совр. биол., 18, 2, с. 113—120.

Викторов Г. А. 1967. Колебания численности насекомых как регулируемый процесс.— Журн. общей биол., 26, 1, с. 43—55.

Виноградов Б. С. 1934. Млекопитающие СССР (Грызуны). Л., Изд-во АН СССР.

Виноградов Б. С. Громов И. М. 1952. Грызуны фауны СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР.

Воронов А. Г. 1963. Биогеография (с элементами биологии). Изд-во МГУ, 339 с.

Воронцов Н. Н. 1958. Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 63, 2, с. 5—35.

Воронцов Н. Н. 1960. Темпы эволюции хомяков и некоторые факторы, определяющие их скорость.— Докл. АН СССР, 133, 4, с. 980—983.

Воронцов Н. Н. 1960а. Виды хомяков Палеарктики (Muroidea, Cricetinae in statu nascendi).— Докл. АН СССР, 132, 6, с. 1448—1451.

Воронцов Н. Н. 1961. Неравномерность темпов преобразования органов пищеварительной системы грызунов и принцип компенсации функций.— Докл. АН СССР, 136, 6, с. 1494—1497.

Воронцов Н. Н. 1963а. Неравномерность темпов преобразования органов и принцип компенсации функций.— Зоол. журн., 42, 9, с. 1289—1305.

Воронцов Н. Н. 1966. О гомологической изменчивости.— Проблемы кибернетики, 16, с. 221—229.

Воронцов Н. Н. 1966а. Эволюция кариотипа.— В кн.: Руководство по цитологии, II. М.— Л., «Наука», с. 359—389.

Воронцов Н. Н. 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышеобразные). Новосибирск, «Наука».

Воронцов Н. Н. (ред.). Проблемы эволюции, I (1968), II (1972), III (1973), IV (1975). Новосибирск, «Наука».

Воронцов Н. Н. 1968. Историческая зоогеография мышеобразных (Muroidea) грызунов.— Проблемы эволюции, I, с. 116—141.

Воронцов Н. Н. 1975. Роль вирусов в видообразовании животных.— Природа, 4, с. 107.

Воронцов Н. Н. [*ред.*]. 1969. Млекопитающие (Эволюция, кариология, систематика, фаунистика).— Материалы к II Всесоюз. совещ. по млекопитающим. Новосибирск, с. 3—167.

Воронцов Н. Н., Коробицына К. В., Надлер Ч. Ф., Хоффманн Р. С., Сапожников Г. Н., Горелов Ю. К. 1972. Цитогенетическая дифференциация и границы видов настоящих баранов (*Ovis* s. str.) Палеарктики.— Зоол. журн., 51, 8, с. 1109—1122.

Воронцов Н. Н., Коробицына К. В., Надлер Ч. Ф., Хофман Р. С., Сапожников Г. Н., Горелов Ю. К. 1972. Хромосомы диких баранов и происхождение домашних овец.— Природа, 3, с. 74—85.

Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А. 1976. Генетика и проблемы трансберингийских связей голарктических млекопитающих.— В кн.: Берингия в кайнозое. Под ред. В. Л. Контримавичуса. М., «Наука», с. 357—373.

Воронцов Н. Н., Мартынова Л. Я. 1976. Популяционная цитогенетика алтайского цокора *Myospalax myospalax* Laxm.— Док. АН СССР, 230, 2, с. 447—449.

Вульф Е. В. 1933. Введение в историческую географию растений. Изд. 2-е. М., ГИЗ.

Гагарин В. Г. 1933. Экспериментальное исследование генетикоавтоматических процессов.— Биол. журн., 2, с. 451—457.

Гайсинович А. Е. 1967. Зарождение генетики. М., «Наука», 196 с.

Галл Я. М. 1976. Борьба за существование как фактор эволюции (историко-критический анализ отечественных ботанических исследований). Л., «Наука», 156 с.

Гаузе Г. Ф. 1936. Экспериментальные исследования борьбы за существование между *Paramecium caudatum*.— Зоол. журн., 13, 1, с. 1—17.

Гаузе Г. Ф. 1939. Естественный отбор у простейших.— Зоол. журн., 184, с. 631—641.

Гаузе Г. Ф. 1937. Генетика и экология в теории естественного отбора.— Усп. совр. биол., 6, 1, с. 186—187.

Геодакян В. А. 1969. Эволюционное значение дифференциации полов.— Докл. МОИП. Зоология и ботаниа, 11, с. 9—1000.

Георгиевская А. Б. 1974. Проблема преадаптации. Историко-критическое исследование. Л., «Наука», 148 с.

Гептнер В. Г. 1936. Общая зоогеография. М., Биомедгиз.

Гептнер В. Г. 1954. Внутривидовая изменчивость и распространение тонкопалого суслика (*Spermophilopsis leptodactylus*).— Зоол. журн., 33, 5, с. 1157—1170.

Гептнер В. Г. 1958. Вступительная статья к книге *Э. Майра* «Систематика и происхождение видов». М., ИЛ, с. 5—22.

Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. 1961. Млекопитающие Советского Союза, 1. Парнокопытные и непарнокопытные. М., «Высшая школа», 716 с.

Гершензон С. М. 1941. Мобилизационный резерв внутривидовой изменчивости.— Журн. общей биол., 2, 1, с. 85—107.

Гершензон С. М. 1974. Молекулярная биология и теория эволюции (методологический аспект проблемы).— В сб.: Философия и теория эволюции. М., «Наука», с. 72—89.

Гилева Э. А. 1973. В-хромосомы, необычайное наследование половых хромосом и соотношение полов у копытного лемминга *Dictostonyx torquatus torquatus* Pall. 1779.— Докл. АН СССР, 213, 4, с. 952—955.

Гиляров М. С. 1954. Вид, популяция, биоценоз.— Зоол. журн., 33, 4, с. 769—777.

Гиляров М. С. 1966. Эволюция насекомых при переходе к пассивному расселению и принцип обратной связи в филогенетическом развитии.— Зоол. журн., 45, 1, с. 3—24.

Гиляров М. С. 1967. Направления филогенетических изменений наземных членистоногих.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 5, с. 730—741.

Голдовский А. М. 1973. Биохимия и проблемы эволюции.— Проблемы эволюции, 3, с. 57—82.

Громов И. М. 1957. Ископаемые четвертичные грызуны северной части Нижнего Дона и прилежащего участка Волго-Донского раздела.— Труды ЗИН АН СССР, XXII, с. 246—318.

Громов И. М. 1961. Ископаемые верхнечетвертичные грызуны предгорного Крыма.— Труды Комиссии по изуч. четвертичного периода, XVII, с. 3—189.

Гуреев А. А. 1963. Отряд насекомоядные.— В кн.: *Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А., Соколов И. И., Стрелков П. П., Чапский К. К.* Млекопитающие фауны СССР, 1 М.— Л., Изд-во АН СССР, с. 54—134.

Даревский И. С. 1974. Гибридизация и партеногенез как факторы видообразования у пресмыкающихся.— В сб.: Теоретические вопросы систематики и филогении животных. (Труды ЗИН АН СССР, 53, с. 335—348).

Догель В. А. 1954. Олигомеризация гомологичных органов. Л.

Докучаев В. В. 1954. К учению о зонах природы. Избранные сочинения. М., Сельхозгиз.

Дубинин Н. П. 1931. Генетико-автоматические процессы и их влияние на механизм эволюции.— Журн. эксп. биол., 7, с. 463—478.

Дубинин Н. П. 1936. Экспериментальное изменение числа хромосом у *Drosophila*.— Биол. журн., 5, с. 833—843.

Дубинин Н. П. 1940. Дарвинизм и генетика популяций.— Усп. совр. биол., 13, 2, с. 276—305.

Дубинин Н. П., Д. Д. Ромашов. 1932. Генетические основы строения вида и его эволюция.— Биол. журн., 1, с. 52—95.

Ежиков И. И. 1933. К теории рекапитуляций.— Зоол. журн., 12, с. 57—76.

Завадский К. М. 1968. Вид и видообразование. Л., «Наука», 404 с.

Завадский К. М., Сутт Т. Я. 1973. К вопросу о природе ограничений эволюционного процесса.— В сб.: История и теория эволюционного учения, 1, Л., с. 42—47.

Завадский К. М. 1973. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859—1920 гг.). Л., «Наука», 423 с.

Завадский К. М. 1975. (Ред.) История и теория эволюционного учения.

Заславский В. А. 1967. Репродуктивное самоуничтожение как экологический фактор (экологические последствия генетического взаимодействия популяций).— Журн. общей биол., 28, 1, с. 3—12.

Зенкевич Л. А. 1939. Система и филогения.— Зоол. журн., 18, 4, с. 600—611.

Зенкевич Л. А. 1949. О древности возникновения холодноводной морской фауны и флоры.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 3.

Зенкевич Л. А. 1947—1951. Фауна и биологическая продуктивность моря, I—II. М., «Советская наука».

Зимина Р. П. 1964. Закономерности вертикального распределения млекопитающих. М., «Наука».

Зурабян А. С., Тимофеев-Ресовский Н. В. 1967. О гетерозиготном полиморфизме по мутации ebony в модельных популяциях *Drosophila melanogaster*.— Журн. общей биол., 5, с. 612—617.

Исаков Ю. А. 1939. Материалы по фауне млекопитающих Средней и Северной Карелии.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 48, 2—3, с. 37—48.

Кавpайский Ф. Ф. 1896. Лососевые (Salmonidae) Кавказа и Закавказья, вып. 1. Тифлис.

Калабухов Н. И. 1940. Физиологические различия между близкородственными животными.— Усп. совр. биол., 13, 3, с. 403—429.

Камшилов М. М. 1939. Отбор как фактор, меняющий зависимость признаков от изменений условий существования.— Докл. АН СССР, 22, с. 360—363.

Карасева Е. В. 1960. Особенности стациального распространения обыкновенной полевки и значение различных стаций в ее жизни в центральных областях РСФСР.— В кн.: Фауна и экология грызунов. Материалы по грызунам, 6, с. 27—55.

Карпеченко Г. Д. 1929. К синтезу константного гибрида из трех видов.— Труды Всесоюз. съезда генетиков, селекционеров, семеноводов и племенных животноводов, II, с. 27—294.

Керкис Ю. Я., Саблина О. В., Раджабли С. И., Бочаров Е. Ф. 1967. Исследование хромосомных нарушений в лейкоцитах периферической крови больных острым эпидемическим гепатитом.— Генетика, 3, 5, с. 85—91.

Кесслер К. 1876. Путешествие по Закавказскому краю в 1875 году с зоологической целью.— Труды СПб. о-ва естествоиспытателей, VIII.

Кириков С. В. 1934. Распространение черного хомяка и его отношение к нормальной форме (*Cricetus cricetus*).— Зоол. журн., 13, с. 361—368.

Кирпичников В. С. 1935. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора.— Биол. журн., 4, с. 775—801.

Кожевников Б. М. 1936. Экспериментально полученная кариотипическая изоляция.— Биол. журн., 5, с. 727.

Кожов М. М. 1960. О видообразовании в озере Байкал.— Бюл. МОИП, Сер. биол., 65, 6, с. 39—47.

Козловский А. И. 1974. Соматические хромосомы леммингов (р. р. *Myopus Lemmus, Dicrostonyx*).— Первый международный конгресс по млекопитающим, 1, М., «Наука», с. 303—304.

Козо-Полянский Б. М. 1940. Законы филогенеза растений и дарвинизм.— В сб.: Растения и среда. М., Изд-во АН СССР.

Колмогоров А. Н. 1935. Уклонения от формулы Харди при частичной изоляции.— Докл. АН СССР, 3.

Кольцов Н. К. 1933. Проблема прогрессивной эволюции.— Биол. журн., 2, с. 475—500.

Контримавичус В. Л. (ред.) 1976. Берингия в кайнозое. М., «Наука».

Коржинский С. И. 1899. Гетерогенезис и эволюция.— Записки Российской Академии наук по физ.-мат. отд., 9, 2, 4.

Красилов В. А. 1975. Современные проблемы соотношения филогении и систематики.— В сб.: Зоология позвоночных, 7. Итоги науки и техники. М., ВИНИТИ АН СССР, с. 118—147.

Кулагина О. С., А. А. Ляпунов. 1966. К вопросу о моделировании эволюционного процесса.— Проблемы кибернетики, 16, с. 147—169.

Лавренко Е. М. 1949. О фитогеосфере.— Вопросы географии, 15.
Лавренко Е. М. 1954. Степи Евразийской степной области, их география, динамика и история.— Вопросы ботаники, 1.
Лавров Н. П. 1958. Изменение ареала рода *Ondatra* за последние 50 лет.— В кн.: Проблемы зоогеографии суши. Изд-во Львовского ун-та, с. 121—128.
Ламакин В. В. 1954. О происхождении байкальских голомянок.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 59, 2 с. 27—29.
Ларина Н. И. 1965. Направления географической изменчивости размеров тела у гомойтермных животных и условия возникновения и расселения видов.— В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных и микроэволюция. Свердловск, Изд-во АН СССР, с. 97—108.
Ларина Н. И. 1970. Пространственные и биологические отношения внутри вида у наземных позвоночных.— В сб.: Вопросы физиологии и популяционной экологии, 1. Изд-во Саратовского ун-та, с. 69—87.
Ливанов Н. А. 1955. Пути эволюции животного мира. Анализ организации главнейших типов многоклеточных животных. М., «Советская наука».
Линдберг Г. У. 1955. Четвертичный период в свете биогеографических данных. М.—Л., Изд-во АН СССР.
Линдберг Г. У. 1972. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Биогеографическое обоснование гипотезы. Л., «Наука», 548 с.
Логвиненко Б. М., Я. И. Старобогатов. 1966. Моллюски семейства Planorbidae Каспия.— Зоол. журн., 45, 10, с. 1467—1475.
Лукин И. Е. 1940. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.—Л., Изд-во АН СССР, 312 с.
Лус Я. Я. 1928. О наследовании окраски и рисунка у божьих коровок.— Изв. Лаборатории генетики АН СССР, 6, 89.
Лусис Я. Я. 1973. Таксономические отношения и географическое распространение форм жуков рода *Adalia* Mulsant.— Учен. зап. Латв. ун-та, 184, 1, с. 5—123.
Любищев А. А. 1975. К классификации эволюционных теорий.— Проблемы эволюции, 4, с. 206—220.
Ляпунов А. А. 1964. Об управляющих системах живой природы.— В сб.: О сущности жизни. М., «Наука», с. 66—80.
Ляпунов А. А. 1974. Эволюционная теория и научно-технический прогресс. Эволюция построения управляющих систем в связи с теорией классификации.— В сб.: Философия и теория эволюции. М., «Наука», с. 237—253.
Ляпунов А. А., И. В. Стебаев. 1964. О биогеоценологическом уровне управления в рамках биосферы.— Проблемы кибернетики, 11, с. 147—151.
Ляпунова Е. А. 1974. Кариология рода *Ellobius*.— Первый международный конгресс по млекопитающим, 1. М., «Наука», с. 371—372.
Ляпунова Е. А., Картавцева И. В. 1976. О мутантных кариотипах у грызунов с описанием нормального кариотипа *Mesocricetus raddei*.— Зоол. журн., 55, 9, с. 1414—1418.
Ляпунова Е. А., Мироханов Ю. М. 1969. Хромосомный набор и видовая самостоятельность *Microtus transcaspicus thanscaspicus* Satun.– В кн.: Млекопитающие. Эволюция, кариология, систематика, фаунистика. Под ред. Н. Н. Воронцова. Новосибирск, с. 141—142.
Мазинг В. В. 1972. Системы биоценотического уровня и усложнение их в эволюции.— В сб.: Организация и эволюция живого. Л., «Наука», с. 131—135.
Максимов А. А., С. С. Фолитарек, Л. А. Барабаш и др. 1965. Обзор массового размножения водяной крысы в лесостепной зоне Западной Сибири.— В кн.: Животный мир Барабы. Новосибирск, СО АН СССР, с. 5—28.
Малиновский А. А. 1939. О роли фенотипических и генотипических явлений в эволюции вида.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 4, с. 575—614.

Мальцев В. В. 1938. Материалы к изучению изменчивости дубровника (*Emberisa aureola* Pall.).— Бюл. МОИП. Сер. биол., 47, 5—6, с. 374—382.

Мальчевский А. С. 1958. О биологических расах обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*) на территории европейской части СССР.— Зоол. журн., 37, 1, с. 87—95.

Матвеев Б. С. 1967. Значение воззрений А. Н. Северцова на учение о прогрессе и регрессе в эволюции животных для современной биологии.— В кн.: *Северцов А. Н.* 1967. Главные направления эволюционного процесса. Изд. 3-е. Изд-во МГУ.

Медников Б. М. 1963. Экологические формы рыб и проблема симпатрического видообразования.— Зоол. журн., 42, с. 70—77.

Медников Б. М. 1975. Дарвинизм в XX в. М., «Советская Россия», 224 с.

Мейен С. В. 1975. Проблема направленности эволюции.— В сб.: Проблемы теории эволюции. Итоги науки и техники, серия: Зоология позвоночных 7. М., ВИНИТИ, с. 66—119.

Мейер М. Н. 1968. Комплексный таксономический анализ вида на примере некоторых форм серых полевок (род *Microtus*).— Зоол. журн., 47, 6, с. 850—859.

Мейер М. Н., Орлов В. Н., Схолль Е. Д. 1969. Использование данных кариологического, физиологического и цитофизиологического анализа для выделения нового вида у грызунов (Rodentia, Mammalia).— Докл. АН СССР, 188, с. 1411—1414.

Мейер М. Н., Орлов В. Н., Схолль Е. Д. 1972. Виды-двойники в группе *Microtus arvalis* (Rodentia, Cricetidae).— Зоол. журн., 51, 5, с. 724—738.

Мина М. В. 1971. Изоляция во времени и формообразование.— Докл. МОИП. Зоология и ботаника, с. 128—131.

Мирзоян Э. Н. 1974. Развитие учения о рекапитуляции. М., «Наука», 368 с.

Молчанов А. А. 1963. Экспериментальное комплексное (биогеоценотическое) изучение широколиственных лесов как научная основа лесохозяйственных мероприятий в дубравах степной зоны.— В кн.: Биогеоценотические исследования в дубравах лесостепной зоны. М., Изд-во АН СССР.

Мордухай-Болтовский Ф. Д. 1959. Некоторые данные о темпах видообразования водной фауны.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 64, 4, с. 141—144.

Морозов Г. Ф. 1927. Лес как растительное сообщество. М., ГИЗ.

Наливкин Д. В. 1964. Установление вида в палеонтологии.— В сб.: Вопросы закономерностей и форм развития органического мира. М., с. 29—45.

Насонов Н. В. 1923. Географическое распространение диких баранов Старого Света. Пг., 225 с.

Наумов Н. П. 1967. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных.— Зоол. журн., 46, 10, с. 1470—1486.

Невесская Л. А. 1965. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. М., «Наука», 391 с.

Никольский Г. В. 1954. Частная ихтиология. М., «Советская наука».

Никоро З. С., Павлов Е., Грязнов И. 1935. Механизмы половой изоляции в некоторых линиях *Drosophila melanogaster*.— Биол. журн., 4, с. 569—585.

Новоженов Ю. И. 1969. Роль пространственной и временной изоляции в дифференциации природных популяций *Melolontha hippocastani* F.— Труды Ин-та экологии растений и животных, 71, с. 37—44.

Огнев С. И. 1928—1950. Звери СССР и прилежащих стран (Звери Восточной Европы и Северной Азии). М., ОГИЗ, Биомедгиз, Изд-во АН СССР, 1–7.

Оленов Ю. М. 1941. О влиянии предшествующей истории вида на его последующую эволюцию.— Докл. АН СССР, 31, 2, с. 157—160.

Орлов В. Н. 1974. Кариосистематика млекопитающих. М., «Наука», с. 5—207.

Орлов Л. М. 1975. Жилкование крыла златоглазки *Chrysopa aspersa* Wesm. (Chrysopidae, Neuroptera) как модель микроэволюционных исследований.— Журн. общей биол., 36, 6, с. 902—913.

Панов Е. Н. 1963. О систематическом положении уссурийского зуйка (по этологическим данным).— Зоол. журн., 42, № 10, с. 1546—1553.

Панов Е. Н. 1965. Этологические изолирующие механизмы.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 70, 6, 163.
Парамонов А. А. 1967. Пути и закономерности эволюционного процесса. (Основные принципы филогенетики).— В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. Ред. В. И. Полянский и Ю. И. Полянский. Л., «Наука», с. 342—441.
Паровщиков В. Я. 1959. Изменение ареалов и новые данные о границах распространения некоторых млекопитающих Севера Европейской части СССР.— В кн.: География населения наземных животных и методы ее изучения. М., Изд-во АН СССР, с. 217—226.
Пачоский И. К. 1925. Ареал и его возникновение.— Журн. Русск. бот. о-ва, 10, 1—2, с. 135—138.
Перельман А. И. 1955. Геохимия ландшафта. М., Географгиз.
Полетаев И. А. 1966. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах.— Проблемы кибернетики, 16, с. 171—190.
Полянский В. И., Полянский Ю. И. (ред.). 1966. История эволюционных учений в биологии. М.—Л., «Наука», 406 с.
Полянский В. И., Полянский Ю. И. (ред.). 1967. Современные проблемы эволюционной теории. М.—Л., «Наука», 490 с.
Полянский Ю. И. 1957. О внутривидовой дифференциации и структуре вида у простейших.— Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 21, 4, с. 45—64.
Полынов Б. Б. 1953. Учение о ландшафтах.— Вопросы географии, 3.
Промптов А. Н. 1936. Эколого-генетические факторы эволюционной дивергенции у птиц.— Зоол. журн., 15, 7, с. 1001.
Прокофьева-Бельговская А. А. 1969. Действие вирусов на хромосомы.— В кн.: Основы цитогенетики человека. Под. ред. А. А. Прокофьевой-Бельговской. М., «Медицина», с. 199—233.
Пузанов И. И. 1954. О некоторых изменениях морских организмов, попавших в соленые лиманы.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 59, 4, с. 23—31.
Пузанов И. И. 1959. О некоторых изменениях акклиматизированной в Крыму белки-телеутки.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 64, 1, с. 15—23.
Ратнер В. А. 1972. О некоторых молекулярных критериях дивергенции, конвергенции и систематики.— Проблемы эволюции, 2, с. 5—27.
Ратнер В. А. 1973. Математическая теория эволюции менделевских популяций.— Проблемы эволюции, 3, с. 151—213.
Розанова М. А. 1946. Экспериментальные основы систематики растений. М.—Л.
Рокицкий П. Ф. 1939. Влияние гомозиготности и гетерозиготности на количественные признаки.— Докл. АН СССР, 24, с. 170—172.
Рокицкий П. Ф. 1974. Введение в статистическую генетику. Минск, «Высшая школа». 448 с.
Ромашов Д. Д. 1931. Об условиях равновесия в популяциях.— Журн. эксп. биол., 7, с. 442—462.
Ростова Н. С. 1967. Концепция сезонных рас Р. Ветштейна—Н. В. Цингера в связи с проблемой внутривидового фенологического полиморфизма.— Бот. журн., 52, 5, с. 704—715.
Рубцов И. А. 1945. О неравномерности темпа эволюции.— Журн. общей биол., 6, с. 381—410.
Рыбин В. А. 1936. Гибриды терна и алычи и проблема происхождения культурной сливы.— Труды прикладной ботаники, генетики, селекции, сер. 2, 10.
Рычков Ю. А. 1968. Реакция популяций на изоляцию (опыт сравнительного антропологического и популяционно-генетического исследования).— Проблемы эволюции, 1, с. 212—236.
Сарычева Т. Г., Яблоков А. В. 1973. Палеонтология и микроэволюция.— Журн. общей биол., 34, 3, с. 348—359.
Свирежев Ю. М., Тимофеев-Ресовский Н. В. 1966. О равновесии генотипов в модельных популяциях *Adalia bipunctata*.— Проблемы кибернетики, 16, с. 123—136.

Свирежев Ю. М.. Тимофеев-Ресовский Н. В. 1967а. О противоположных давлениях отбора на генотип и на признак для мутации, сцепленной с полом.— Проблемы кибернетики, 18, с. 171—174.
Свирежев Ю. М., Тимофеев-Ресовский Н. В. 1967б. О достаточных условиях существования полиморфизма мутации, сцепленной с полом.— Проблемы кибернетики, 18, с. 155—170.
Сдобников В. М. 1940. Опыт массового мечения песцов.— Проблемы Арктики, 12.
Северцов А. Н. 1925. Главные направления эволюционного процесса. М., Изд-во Думнова (см. также: *Северцов А. Н.* 1967. Главные направления эволюционного процесса. Изд-во МГУ, с. 6—139).
Северцов А. Н. 1928. О принципах филогенеза.— Русск. зоол. журнал, 8 (см. также: Собр. соч., I—III, 1945. М., Изд-во АН СССР), с. 345—350.
Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М., Изд-во АН СССР (см. также: Собр. соч., т. V., 1945, М.—Л., Изд-во АН СССР).
Северцов А. Н. 1935. Модусы филэмбриогенеза.— Зоол. журн., 14, 1—8 (см. также: Собр. соч., III, 1945, М., Изд-во АН СССР).
Северцов А. С. 1972. Становление ароморфоза.— В сб.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., с. 326—329.
Северцов Н. А. 1877. Сезонные явления в жизни зверей, птиц, гад Воронежской губернии. СПб.
Северцов Н. А. 1873. Краткий обзор горных баранов.— В кн.: Вертикальное и горизонтальное распределение туркестанских животных. Изд. о-ва любит. естеств., антропол. и этногр., 8.
Семенов Тян-Шанский А. П. 1910. Таксономические границы вида и его подразделений.— Записки Санкт-Петербургской Академии наук, 25, 1, с. 1—29.
Семериков Л. В., Глотов Н. В. 1971. Оценка изоляции в популяциях скального дуба.— Генетика, 7, 2, с. 65—71.
Серебровский А. С. 1929. Проблемы и методы геногеографии.— Труды Всесоюз. съезда генетиков, селекционеров, 3, с. 71—74.
Серебровский А. С. 1973. Некоторые проблемы органической эволюции. М., «Наука». 168 с.
Синская Е. Н. 1948. Динамика вида. М. Сельхозгиз.
Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. 1974. Филогенетика и принципы построения естественной системы.— В сб.: Теоретические вопросы систематики и филогении животных. (Труды ЗИН АН СССР, 53, с. 30—46).
Скворцов А. К. 1967. Основные этапы развития представлений о виде.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 72, 5, с. 11—27.
Смирин В. М., Орлов О. Ю. 1971. Сигнализация и ориентация у грызунов.— Природа, 5, с. 84—88.
Соколов И. И. 1959. Копытные звери (отряды Perissodactyla, Artiodactyla).— В кн.: Фауна СССР. Нов. сер., 71. Млекопитающие, 1, 3, с. 5—639.
Соколовская А. П. 1965. Вопросы географического распространения полиплоидных видов растений.— В сб.: Полиплоидия и селекция. М.—Л., «Наука», с. 105—109.
Старобогатов Я. И. 1968. Практические приемы систематики и вопросы о критерии вида.— Зоол. журн., 37, 6, с. 875—886.
Строганов С. У. 1957. Звери Сибири, 1. Насекомоядные. М., Изд-во АН СССР, с. 1—268.
Сукачев В. Н. 1927. К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида.— В сб.: Памяти акад. Бородина. Л., с. 195—219.
Сукачев В. Н. 1935. Терминология основных понятий фитоценологии.— Сов. ботаника, 5, с. 11—21.
Сукачев В. Н. 1938. Главнейшие понятия из учения о растительном покрове.— В кн.: Растительность СССР, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, с. 15—37.
Сукачев В. Н. 1941. О влиянии интенсивности борьбы за существование на развитие.— Докл. АН СССР, 30, 8, с. 752—755.
Сукачев В. Н. 1961. О лесных комплексных биогеоценотических исследованиях.— Труды Лаборатории лесоведения АН СССР, 2, с. 3—10.

Сукачев В. Н. 1967. Биогеоценология и ее современные задачи.— Журн. общей биол., 28, 5, с. 501—509.
Сукачев В. Н., Дылис Д. В. (ред.). 1964. Основы лесной биогеоценологии. М., «Наука», 517с.
Сутт Т. Я. 1972. К проблеме направленности процесса эволюции.— В сб.: Организация и эволюция живого. Л., «Наука», с. 153—166.
Сушкин П. П. 1915. Обратим ли процесс эволюции?— В сб.: Новые идеи в биологии. СПб.
Тахтаджян А. Л. 1947. О границах, методах и символах филогенетических построений в ботанике.— Бюл. МОИП. Сер. биол., 52, 5, с. 95—120.
Тахтаджян А. Л. 1959. Эволюция в терминах кибернетики и общей теории игр.— Тезисы докл. II совещ. по применению мат. методов в биологии. Изд-во ЛГУ, с. 45—49.
Тахтаджян А. Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. М. — Л., «Наука».
Тахтаджян А. Л. 1970. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., «Наука», 146 с.
Терентьев П. В. 1965. Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости.— В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, Изд. УФ АН СССР, с. 3—20.
Тертышников М. Ф. 1970. Индивидуальная территория прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) и разноцветной ящурки (*Eremias arguta*) и особенности ее использования.— Зоол. журн., 49, 9, с. 1377—1385.
Тимофеев-Ресовский Н. В. 1925. О фенотипическом проявлении генотипа.— Журн. эксп. биол., 1, 3—4, с. 93.
Тимофеев-Ресовский Н. В. 1928. О фенотипической реализации гена Venae transversae incompletae у *D. funebris*.— Журн. эксп. биол. 4, 3—4, с. 199.
Тимофеев-Ресовский Н. В. 1929. О фенотипической реализации геновариации у дрозофилы.— Труды Всесоюз. съезда генетиков-селекц., II. Л.
Тимофеев-Ресовский Н. В. 1958. Микроэволюция, элементарные явления, материалы и факторы эволюционного процесса.— Бот. журн., 43, с. 317—336.
Тимофеев-Ресовский Н. В. 1961. О некоторых принципах классификации биохорологических единиц. Свердловск, УФ АН СССР.
Тимофеев-Ресовский Н. В. 1962. Некоторые проблемы радиационной биогеоценологии. Свердловск, УФ АН СССР.
Тимофеев-Ресовский Н. В. 1965а. К теории вида.— Труды Ин-та биологии УФ АН СССР, 44, с. 5—10.
Тимофеев-Ресовский Н. В. 1965б. О микро- и макрофилогенезе у половых перекрестнооплодотворяющихся организмов.— Труды Ин-та биологии УФ АН СССР, 44, с. 11—25.
Тимофеев-Ресовский Н. В. 1974. Элементарные явления эволюционного процесса.— В сб.: Философия и теория эволюции. М., «Наука», с. 114—120.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Штреземан Е. 1959. Видообразование в цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая хохотунья-клуша.— Бюл. МОИП. Уральское отд., 2, с. 99—116.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Тимофеева-Ресовская Е. А., Циммерман К. М. 1965. Экспериментально-систематический анализ географической изменчивости и формообразования у *Epilachna chrysomelina* (Coleoptera, Coccinelidae).— Труды Ин-та биологии УФ АН СССР, 44, с. 27—63.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирежев Ю. М. 1965. Об адаптационном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata*.— Проблемы кибернетики, 16, с. 137—146.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирежев Ю. М. 1967. О генетическом полиморфизме в популяциях. Экспериментально-теоретическое исследование.— Генетика, 3, 10, 1, с. 52—166.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Тюрюканов А. Н. 1966. Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 71, с. 123—132.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. 1973. Фены, фенетика и эволюционная биология.— Природа, 5.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. 1974. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса. М. «Знание», 63 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. 1973. Очерк учения о популяции. М., «Наука», 278 с.

Толмачев А. И. 1962. Основы учения об ареалах. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Толмачев А. И. 1974. Введение в географию растений (лекции, читанные студентам Ленинградского университета в 1958—1971 гг.). Изд-во ЛГУ с. 1—244.

Тупикова Н. В. 1959. Опыт картирования густоты заселенности территории водяной крысой по данным районных заготовок пушнины.— В кн.: География населения наземных животных и методы его изучения. М., Изд-во АН СССР, с. 148—158.

Федотов Д. М. 1927. О некоторых случаях морфологических и физиологических субституций.— Труды II съезда зоол., анат., гистолог., 1, 94—95.

Филипченко Ю. Л. 1923. Эволюционная идея в биологии. М., Госиздат. 223 с.

Филипченко Ю. Л. 1926. Изменчивость и методы ее изучения. М. —Л., ГИЗ.

Формозов А. Н. 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930—1940 гг. —В. кн.: Фауна и экология грызунов. Материалы по грызунам. Изд. МОИП. Отд. зоол., 17, с. 3—110.

Формозов А. Н. 1959. О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц. —В кн.: География населения наземных животных и методы ее изучения. М., Изд-во АН СССР, с. 172—196.

Фролова С. Л. 1932. Полиплоидия и ее роль в эволюции.— Зоол. журн., 11, с. 190—207.

Хиббард К., Рей Д., Сэвидж Д., Тейлор Д., Гидлей Дж. 1965/1969. Четвертичные млекопитающие Северной Америки. —В кн..: Четвертичный период в США. Под ред. Г. Райта и Д. Фрея, 2. М., «Мир», с. 150—173.

Холодковский Н. А. 1910. О биологических видах.— Изв. Российской Академии наук, 4, с. 751—771.

Хохуткин И. М. 1975. Полиморфизм и структура таксонов наземных моллюсков фауны СССР.— Труды Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, с. 116—138.

Цалкин В. И. 1951. Горные бараны Европы и Азии. Изд. МОИП, с. 5—344.

Царапкин С. Р. 1960. Анализ дивергенции признаков между двумя географическими расами и двумя видами.— С сб.: Применение математических методов и биологии. Изд-во ЛГУ, с. 65—74.

Цветков Б. Н. 1938. Правые и левые формы моллюска *Fruticicola lantzi* Indh. и их географическое распространение.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 47, 5—6, с. 414—419.

Цингер Н. В. 1909. О засоряющих посевы льна видах *Gamelina* и *Spergula* и их происхождении.— Труды Бот. музея Имп. Академии наук, 6, с. 1—303.

Цингер Н. В. 1928. О подвидах большого погремка (*Alectorolophus major*). Вологда.

Четвериков С. С. 1905. Волны жизни (из лепиделторологических наблюдений 1903 г.) —Дневн. зоол. отд. Имп. О-ва любит. естеств. этногр., 3, 6, с. 103—105.

Четвериков С. С. 1926. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики.— Журн. эксп. биол., сер. А, 2, с. 3—54 (см. также: Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, сер. биол., 1965, 70, 4, с. 33—74).

Шапиро Н. И. 1938. Время и спонтанные мутации у *Drosophila*.— Докл. АН СССР, 20, 9, с. 703—706.

Шапиро Н. И. 1938. Мутационный процесс как адаптивный признак вида.— Зоол. журн., 17, с. 592—601.
Шапошников Г. Х. 1974. Популяция, вид, род как живые системы и их структура у тлей.— В сб.: Теоретические вопросы систематики и филогении животных. (Труды ЗИН АН СССР, 53, с. 106—173).
Шварц С. С. 1967. Популяционная структура вида.— Зоол. журн., 46, 10, с. 1456—1469.
Шварц С. С. 1969. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса.— Труды Ин-та экологии растений и животных АН СССР, 65. Свердловск. 199 с.
Шварц С. С. 1972. Морфо-физиологическая специфика и объем вида в разных классах позвоночных.— В сб.: Современные методы систематики животных. Изд-во МГУ, с. 62—65.
Шварц С. С. 1974. Эволюционная биология.— Вестн. АН СССР, 9, с. 11—21.
Шмальгаузен И. И. 1938. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.—Л., Изд-во АН СССР.
Шмальгаузен И. И. 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Шмальгаузен И. И. 1968. Факторы эволюции. Изд. 2-е. М., «Наука», с. 7—451.
Шмальгаузен И. И. 1974. Эволюция факторов эволюции и ее движущие силы.— В сб.: История и теория эволюционного учения, 2, Л., с. 5—9.
Шноль С. Э. 1971. Возможная детерминированность биологической эволюции физическими и химическими свойствами эволюционирующей системы.— В сб.: Философские проблемы эволюционной теории, I. М., «Наука», с. 156—160.
Штегман Б. К. 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Птицы, I. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Щербиновский Н. С. 1952. Пустынная саранча шистоцерка. М., Сельхозгиз.
Юсуфов А. Г. 1974. Проблема целостности организма и некоторые вопросы эволюции онтогенеза растений.— В сб.: История и теория эволюционного учения, 2. Л., с. 117—121.
Яблоков А. В. 1963. Проблема рудиментарных органов.— Зоол. журн., 42, 3, с. 441—450.
Яблоков А. В. 1964. Конвергенция или параллелизм в развитии китообразных?— Палеонтол. журн., 1, с. 97—106.
Яблоков А. В. 1966. Изменчивость млекопитающих. М., «Наука».
Яблоков А. В. 1968а. Теория эволюции сегодня. М., «Знание».
Яблоков А. В. 1968б. Популяционная морфология животных.— Зоол. журн., 47, 12.
Яблоков А. В. 1974. Две старые эволюционные проблемы: соотношение онто- и филогенеза и принцип естественного отбора. Методологические очерки.— В сб.: Философия и теория эволюции. М., «Наука», с. 121—155.
Яблоков А. В., Познанин Л. П. 1975. Особенности современного этапа развития эволюционной теории.— В сб.: Проблемы теории эволюции. Итоги науки и техники. Зоология позвоночных, 7. М., ВИНИТИ, с. 5—28.
Яблоков А. В. 1976. Популяционная морфология как новое направление эволюционно-морфологических и популяционных исследований.— Журн. общей биол., 37, 5, с: 649—659.
Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. 1976. Эволюционное учение. М., «Высшая школа», 336 с.

Abel O. 1929. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena, G. Fisher.
Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park Th., Schmidt K. P. 1949. Principles of animal ecology. Philadelphia — London, W. B. Sounders Co.
Allison A. C. 1954. Protection afforded by the sickle-cell trait against subrerian malarian infection.— Brit. Med. J., I, p. 290—299.
Anderson E. 1936. The species problem in *Iris*.— Ann. Missoury Bot. Garden, 23, p. 457—469.

Anderson N. G. 1970. Evolutionary significance of virus infection.— Nature, 227, 5265, 1346—1347.

Anderson P. P. K. 1960. Ecology and evolution in island populations of salamandes in the San Francisco Bay region.— Ecol. Monogr., 30, p. 359—385.

Andersson W., Dobzhansky Th., Pavlovsky O., Powell J., Yardley D. 1975. Genetics of natural populations. XLII. Three decades of genetic change in *Drosophila pseudoobscura*.— Evolution, 29, 1, p. 24—36.

Andrewartha H. G. 1961. Introduction to the study of animal population. London, Methuen.

Ayala Fr. J. 1970. Competition, coexistence and evolution.— In: Essay in Evolution and Genetics in Honour of Theodosius Dobzhansky. *M. K. Hecht, W. C. Steere* (Eds). N. Y.— Amsterdam, Appleton Century-Crofts, p. 121—158.

Ayala Fr. J. 1974. Biological evolution: natural selection of random walk? — Amer. Sci., 62, 6, p. 692—701.

Ayala Fr. (ed.) *J.* 1974. Molecular evolution, N 4.

Balkaschina E. I. 1929. Ein Fall Erbhomoosis (die Genovariation «aritopedia») bei *Drosophila melanogaster*.— Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org., 115, 448—453.

Barr T. C., Hyman L. H., Hobbs H. H., Goodnight M. L., Goodnight C. J., Christiansen K., Park O., Chamberlin J. C., Malkolm D. R., Causey N. B., Nicholas B. G. 1960. Speciation and raciation in *Vernicoles*.— Amer. Midland Naturalist, 64, p. 1—160.

Battaglia B. **1958. Balanced polymorphism in *Tisbe reticulata*, a marine copepod.— Evolution, 12, p. 358—364.**

Bauer E. 1925. Die Bedeutung der Mutationen fur das Evolutionsproblem.— Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 37, S. 107—137.

Bauer H. 1939. Die Chromosomenmutationen.— Z. indukt. Abstammungs- und Vererbundeslehre, 76, S. 309—316.

Bauer H., Timofeeff-Ressovsky N. W. 1943. Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren.— In: Die Evolution der Organismen. G. Heberer (Hrsg.) Jena, G. Fisher Verl., S. 355—429.

Beadle G. W. 1951. Chemical genetics.— In: Genetics in the 20th century, *L. C. Dunn* (Ed.). N. Y., MacMillan Co.

Beer G. R. de. 1951. Embryos and ancestors. Oxfors, Univ. Press. Comparative mammalian cytogenetics. *Benirschke K.* (Ed.) 1969. N. Y., Springer — Verlag, p. 1—XII+1—473.

Berry D. L., Baker R. J. 1971. Apparent convergence of karyotypes in two species of pocket gophers of the genus *Thomomys* (Mammalia, Rodentia).— Cytogenetics, 10, 1—9.

Berry R. J. 1967. Genetical changes in mice and man.— Eugenics Rev., 59, p. 78—96.

Berry R. J. 1969. History in the evolution of *Apodemus sylvaticus* (Mammalia) at one edge of its range.— J. Zool., 159, p. 311—328.

Berry R. J., Rudge P. J. 1973. Natural selection in Antarctic limpets.— Brit. Antarc. Surv. Bull., 35, p. 73—81.

Bigelow R. S. 1965. Hybrid zones and reproductive isolation.— Evolution, 19, p. 449—458.

Birch L. C., Ehrlich P. R. 1967. Evolutionary history and population biology.— Nature, 214, 5086, p. 349—352.

Blair W. F. 1974. The evolution of ecosystems and its contribution to biogeography and evolutionary theory: introduction.— Proc. 1st Internat. Congr. Ecol., Hague, 1974, p. 196—197.

Bock W. J. 1959. Preadaptation and multiple evolutionary pathways.— Evolution, 13, 2, p. 194—211.

Bock W. J. 1970. Microevolutionary sequences as a fundamental concept in macroevolutionary models.— Evolution, 24, p. 704—722.

Breider H. 1936. Eine Erbanalyse von Artmerkmalen geographische vikarieren-

der Arten der Gattung *Limia*.— Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 71, S. 441—456.
Bridges C. B. 1916. Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity.— Genetics, I, 1, p. 1—107.
Bridges C. B. 1935. Salivary chromosome maps.— J. Hered., 26, p. 60—78.
Brierley J. 1938. An investigation on the selective value of certain genes and their combination in *Drosophila*.— Biol. Bull., 75, p. 475—486.
Brooks J. L. 1950. Speciation in ancient lakes.— Quart. Rev. Biol., 25, p. 30—176.
Brower L. P., Brover J. V. Z., Westcott P. W. 1960. Experimental study of mimicry. 5. The reaction of toads (*Bufo terrestris*) to bumblebees (*Bombus americanorum*) and their robberfly mimics (*Mallophora bomboides*), with a discussion of agressive mimicry.— Amer. Naturalist, 94, p. 343—355.
Brundin L. 1972. Phylogenetics and biogeography.— Syst. Zool., 21, 1, p 69—79.
Buxton P. A. 1938. The formation of species among insects in Samoa and other oceanic islands.— Proc. Linnean Soc. London, 150, p. 264—286.
Buzzati-Traverso A. 1938. Una populazione di *Drosophila guale* essmpio di variabilita chromosomica intraspecifica.— Boll. Soc. Ital. biol. ser., 13, S. 740—765.
Buzzati-Traverso A., Jucci C., Timofeeff-Ressovsky N. W. 1938. Genetica di populazioni.— Ricerca scient. ser. II, IX, 1, S. 11—16.
Cain A. J. 1954. Animal species and evolution. London, Hutchinson Co (русск. перев.: *Кейн А.* Вид и его эволюция. М., ИЛ).
Camin J. N., Sokal R. R. 1965. A method for deducting branching sequences in phylogeny.— Evolution, 19, 4, p. 311—326.
Capanna E., Civitelli M. V. 1971. On the chromosomic polymorphism of *Rattus rattus* L. A study of West-European populations.— Experientia, 27, p. 383—384.
Capanna E., Civitelli M. V., Cristaldi M. 1974. Robertsonian changes in *Mus musculus*.— Trans. First Internat., Theriol. Congr. M., «Nauka».
Carothers E. 1931. The maturation divisions and segregation of homologus chromosomes as found in two genera in Acrididae (Orthoptera).— Biol. Bull., 61, p. 324—349.
Carpenter G. H., Ford E. B. 1933. Mimicry. London, Methuen. (см. также: *Карпентер Г., Форд Э.* 1935. Мимикрия. М., Биомедгиз).
Carson H. L. 1959. Genetic conditions which promote or retard the formation of species.— Cold Spring Harbor. Sympos. Quant. Biol., 24, p. 87—105.
Carson H. L. 1970. Chromosome tracers of the origin of species.— Science, 163, p. 1414—1418.
Cavalli-Sforza L. L., Edwards A. W. F. 1967. Phylogenetic analysis: models and estomation procedure.— Evolution, 21, 5, p. 550—570.
Chapman R. M. 1928. The quantitave analysis of environmental factors.— Ecology, 9, p. 111—122.
Chapman R. M. 1934. An experimental analysis of the causes of population fluctuations.— Science, 80, p. 297—305.
Chiarelli B., Capama E. (eds) 1973. Cytotaxonomy and vertebrate Evolution. London — N. Y., Academic Press. 783 p.
Chitty D. 1960. Population processes in the vole and their relevance to genetical theory.— Canad. J. Zool., 38, p. 99—113.
Clarke B. C. 1968. Balanced polymorphism and regional differentiation in land snails.— In: Evolution and environment, *E. T. Drake* (Ed.). New Haven, Yale Univ. Press, p. 351—368.
Clausen J., Keck D. D., Hiesey W. M. 1940. Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western North American plants.— Carnegie Inst. Wash. Publ., 520, p. 1—452.
Clausen J., Hiesey W. M. 1958. Experimental studies on the nature of species. IV. Genetic structure of ecological races.— Carnegie Inst. Wash. Publ., 615, p. 1—312.
Clegg M. T., Allard R. W. 1972. Patterns of genetic differentiation in the slen-

der wild oat species *Avena barbata*.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, **69**, p. 1820—1824.

Cleveland L. R. 1947. The origin and evolution of meiosis.— Science, **105**, p. 287—293.

Consiglio C., Argano R. 1966. Polimorfismo e variabilita in *Sphaeroma serratum* (Crustacea, Isopoda).— Arch. zool. ital., 51, 1, S. 47—96.

Cope E. D. 1896. Primary facts of organic evolution. Chicago.

Cott E. B. 1940. Adaptive coloration in animals. London, Hutchinson (см. также: *Котт Х.* 1947. Покровительственная окраска животных. М., ИЛ).

Crampton H. E. 1916—1932. Studies on the variation, distribution and evolution of the genus *Partula*.— Carnegie Inst. Wash. Publ., pt. I—N 228, pt. II—N 410.

Crow J. F. 1941. Studies of *Drosophila* speciation. I. — Genetics, **26**, p. 146—159.

Crow J. F., Motoo Kimura. 1970. An introduction to population genetics theory. N. Y., Harper, Row, p. 1—592.

Cronquist A. 1969. On the relationship between taxonomy and evolution.— Taxon, 18, 2, p. 177—187.

Cuenot L. 1925. L'adaptation. Paris, Doin.

Cuenot L. 1936. L'espece. Paris, Doin.

Darlington C. D. 1958. The evolution of genetic systems. 2nd ed. Edinburgh.

Darlington P. J. 1957. Zoogeography: the geographical distribution of animals.— London, J. Wiley and Sons (см. также: *Дарлингтон Ф.* 1967. Зоогеография. М., «Мир»).

Darwin Ch. 1859. The origin of species by means of natural selection. London (см. также: *Дарвин Ч.* 1939. Происхождение видов посредством естественного отбора. Собр. соч., III. М., Изд-во АН СССР).

Davis B. L., Williams S. L., Lopez G. 1971. Chromosomal studies of *Geomys*.— J. Mammal., 52, 3, p. 617—620.

Demerec M. 1937. Frequency of spontaneous mutations in certain stocks of *Drosophila melanogaster*.— Genetics, **22**, 469—478.

Deperet Ch. 1907. Les transformation du monde animal. Paris.

Diakonov D. M. 1925. Experimental and biometrical investigations on dimorphic variability of *Forficula*.— J. Genet., **15**, 201.

Dice L. R. 1940. Ecologic and genetic variability within species of *Peromyscus*.— Amer. Naturalist, p. 212—221.

Dice L. R., Howard W. E. 1951. Distance of dispersal by prairie deer mice from birthplace to breeding sites.— Contrib. Lab. Vart. Biol. Univ. Mich, N 50, p. 1—15.

Diderich G. W. 1941. Non-random mating between yellow-white and wildtype *Drosophila melanogaster*.— Genetics, **26**, 148.

Diels L. 1924. Die Methoden der Phytographie und der Systematik der Pflanzen.— In: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, II, I. Berlin, S. 67—190.

Diver C. 1929. Fossil records of mendelian mutants.— Nature, 124, 183.

Dobzhansky Th. 1924. Die geographische und individuelle Variabilität von *Harmonia axirydis*.— Biol. Zbl., **44**, 401.

Dobzhansky Th. 1937. Genetics and the origin of species. N. Y., Columbia Univ. Press.

Dobzhansky Th. 1938. The raw material of evolution.— Sci. Monthly, **46**, 445.

Dobzhansky Th. 1938a. Genetic structure of natural populations.— Cornegie Inst. Wash., Year Book, 37, 323.

Dobzhansky Th. 1940. Speciation as a stage in evolutionary divergence.— Amer. Naturalist, 74, 312.

Dobzhansky Th. 1942. Biological adaptation.— Sci. Monthly, **46**, p. 445—449.

Dobzhansky Th. 1962. Mankind evolving. New Haven — London, Yale Univ. Press.

Dobzhansky Th. 1966. Determinism and indeterminism in biological evolution.— In: Philosophical Problems of Biology, N. Y. St. John Univ. Press, p. 55—56.

Dobzhansky Th. 1968. Teilhard de Chardin and the orientation of evolution.— Zygon, 3, 3, S. 242—258.

Dobzhansky Th. 1970. Genetics of the evolutionary process.— N. Y., Columbia Univ. Press, 505 p.
Dobzhansky Th. 1972. Darvin versus Copernicus.— In: In the Name of Life, N. Y., Holt, Reinehart a. Wilson Co, 130—142.
Dobzhansky Th. 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution.— Amer. Biol. Teacher, 35, 3, 125—129.
Dobzhansky Th., Koller P. C. 1938. An experimental study of sexual isolation in *Drosophila*.— Biol. Zbl., 58, 589.
Dobzhansky Th., Pavlovsky O. 1957. An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection.— Evolution, II, p. 311—319.
Dobzhansky Th., Pavlovsky O. 1971. Experimentally created incipient species of *Drosophila*.— Nature, **230**, 5992, p. 289—292.
Dobzhansky Th., Sturtevant A. N. 1938. Inversions in the chromosomes of *Drosophilla pseudoobscura*.— Genetics, **23**, 28.
Dogiel V. A. 1929. Polymerization als ein Princip der Progressiven Entwicklung bei Protozoen.— Biol. Zbl., 49.
Dohrn A. 1875. Der Ursprung der Wierbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels. Jena, G. Fisher (см. также: *Дорн А.* 1937. Происхождение позвоночных животных и принцип смены функций. М., Биомедгиз).
Dollo L. 1893. Les lois l'evolution.— Bull. Soc. Belg. geol., 7, S. 164—167.
Dowdeswell W. H. 1956. Isolation and adaptation in populations of the Lepidoptera.— Proc. Roy. Soc. B, 145, p. 322—329.
Dowdeswell W. H. 1960. The mechanism of evolution. N. Y., Harper.
Dowdeswell W. H., Ford E. B. 1953. The influence of isolation on variability in the butterfly *Maniola jurtina*.— Sympos. Soc. Exper. Biol., 7, p. 254—273.
Dunn L. C. 1921. Unit character variation in rodents.— Mammalogy, 2, 3, p. 125—140.
Dunn L. C. 1965. A short history of genetics 1864—1939.— N. Y., McGraw-Hill.
East E. M. 1936. Genetic aspects of certain problems of evolution.— Amer. Naturalist, 70, p. 143—156.
Eimer Th. 1897. Die Entstehung der Arten. II. Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig, Engelmann.
Elens A. A., Wattiaux J. M. 1964. Direct observation of sexual isolation.— Drosophila Information Service, 39, 118—119.
Eller K. 1939. Versus einer historischen und geographischen Analyse zur Rassen und Artbildung.— Z. Abstammungs- und Vererbungslehre, 77, 135.
Elton C. S. 1924. Periodic fluctuation in the numbers of animals, their causes and effects.— Brit. J. Exper. Biol., 2, p. 119—163.
Elton C. S. 1930. Animal ecology and evolution. Oxford.
Elton C. S. 1958. The ecology of invasions of animals and plants. London, Methuen (см. также: *Элтон Ч.* 1960, Экология нашествий животных и растений. М., ИЛ).
Emerson A. E. 1949. Ecology and isolation.— In: *Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park T., Schmidt K. P.* Principles of Animal Ecology. Philadelphia, Saunders, p. 605—630.
Erlich P., Holm R. W. 1963. The process of evolution. New York — London, McGraw-Hill (см. также: *Эрлих П., Холм Р.* 1966. Процесс эволюции. М., «Мир»).
Estarbrook G. F. 1972. Theoretical methods in systematic and evolutionary studies.— Progr. Theoret. Biol., 2, 23—86.
Evenari M. 1961. Chemical influences of other plants (Allelopathy).— In: Handbuch fur Pflanzenphysiologie, 16, S. 691—709.
Evolution in the microbial world. 1974. *Skehal P. K., Carlili M.* (Eds). Sympos. Soc. Gen. Microbiol., 24.
Ewer R. F. 1960. Natural selection and neoteny.— Acta biotheret., 13, p. 161—178.
Federley H. 1931. Chromosomenanalysis der reciproken Bastarde zwischen *Pygera pygra* und *P. cartula* sowie ihrer Rückkreuzungenbastarde.— Z. Zellforsch., 12, 772.

Fisher R. A. 1930a. The genetical theory of natural selection.— Oxford, Clarendon Press.
Fisher R. A. 1930b. The distribution if gene rates for rare mutations.— Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 30, 204.
Fisher R. A. 1931. The evolution of dominance.— Biol. Revs. Cambridge Philos. Soc., 6, 345.
Fisher R. A. 1954. Retrospect of criticisms of the theory of natural selection.— In: Evolution as a process. *Huxley J. S., Hardy A. C., Ford E. B.* (Eds). London, Allen and Unwin, p. 84—98.
Fisher R. A., Ford E. B. 1928. The variability of species in the Lepidoptera.— Trans. Entomol. Soc., 36, p. 367—375.
Fitch W. M., Margoliash E. I. 1970. The usefulness of amino acid and nucleotide sequence in evolutionary studies.— In: Evolutionary biology, 4. *Th. Dobzhansky, M. K. Hecht, W. C. Steere* (Eds). N. Y., Appleton Century Crofts, p. 67—110.
Ford E. B. 1938. Population size and species formation.— Proc. Zool. Soc. London, C, 108.
Ford E. B. 1940a. Mendelism and evolution. 3rd ed. London.
Ford E. B. 1940b. Polimorphism and taxonomy.— In: The New Systematics. Oxford, Clarendon Press, p. 461—503.
Ford E. B. 1955. Rapid evolution and conditions which make it possible.— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., 20, 230—238.
Ford E. B. 1967. The study of evolution by observation and experiment.— Proc. Roy. Instn. Gr. Brit., 36, 3, p. 647—655.
Ford E. B. 1963. Ecological genetics. London, Methuen (3rd ed.— 1971).
Ford E. B. 1965. Genetic polymorphism. London, Faber and Faber.
Ford H. D., Ford E. B. 1930. Fluctuations in numbers and its influence on variation in *Melitea aurinia*.— Trans. Entomol. Soc. London, 78, p. 345—351.
Franz H. 1939. Gruntsatzliches über tiersoziologische Aufnahmmethoden.— Biol. Revs Cambridge Philos. Soc., 14.
Franz V. 1951. Zum jetztigen Stand der Theorie vom biotechnischen Fortschritt in der Pflanzen- und Tiergeschichte.— Biol. Gen., 19, 3.
Frazzetta T. H. 1975. Complex adaptations in evolving populations. Sunderland, Sinauer Assoc., Inc, 1—267.
Frolova S. L., Astaurov B. L. 1929. Die Chromosomengarnitur als systematisches Merkmal.— Z. Zellforsch., 10, 201.
Garstang W. 1922. The theory of recapitulation.— J. Linnean Soc., 35, 81.
Gause C. F. 1934. The struggle for existence. Baltimore.
Geist V. 1966. The evolution of horn-like organs.— Behaviour, 27, 3—4, p. 175—214.
Gerschenson S. M. 1934. Mutant genes in a wild population of *Drosophila obscura*.— Amer. Naturalist, 68, 569.
Gerschenson S. M. 1945. Evolutionary studies on the distribution and dynamics of melanism in the hamsters (*Cricetus cricetus*), II.— Genetics, 30, p. 233—251.
Gilmour J. S. L., Heslop-Harrison J. 1954. The deme terminology and the units of micro-evolutionary change.— Genetics, 27, p. 147—161.
Goldschmidt R. 1933. Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. VII.— Roux'Arch. Entwiklungsmech. Org., 562—615.
Goldschmidt R. 1935. Geographische Variation und Artbildung.— Naturwissenschaften, 23, 169.
Goldschmidt R. 1940. The material basis of evolution. New Haven, London, Oxford, Yale Univ. Press.
Gordon C. 1935. The frequency of heterozygosis in free-living population.— J. Genet., 33, 25.
Gordon C. 1939. A method for the direct study of natural selection.— Brit. J. Exper. Biol., 16, 278.
Grant V. 1971. Plant. speciation. New York — London, p. 1—435.
Gregory W. K. 1936. On the meaning and limits of irreversibility of evolution.— Amer. Naturalist, 70, S. 517—528.

Griffin A. B. 1941. Studies in *Drosophila* speciation. II.— Genetics, **26**, 278.
Gropp A. 1970. Cytologische Mechanismen der Evolution der Säugetierkaryotypen.— Anthropol. Anz., 32, 3/4, S. 220—231.
Gropp A., Winkig H. 1972. Robertsonian chromosomal variation and identification of metacentric chromosomes in feral mice.— Chromosoma (Berl.), **39**, S. 265—288.
Gross F. 1932. Untersuchungen über Polyploidie und Variabilität bei *Artemia salina*.— Naturwissenschaften, 20, 962.
Guilday J. E. 1963. Pleistocene zoogeography of the lemming, *Dicrostonyx*.— Evolution, 17, 2, p. 194—197.
Gustafson A. 1954. Mutations, variability and population structure.— Acta agric. scand., 4, 601—632.
Guthrie R. D. 1965. Variability in characters undergoing rapid evolution, and analysis of *Microtus* molars.— Evolution, 19, 214—233.
Haeckel E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Berlin, Reimer.
Haeckel E. 1894. Systematische Phylogenie der Protisten. Berlin, Reimer (см. также: *Геккель Э.* Основной биогенетический закон. Избранные статьи в кн.: *Мюллер Ф., Геккель Э.* Основной биогенетический закон. М.— Л., Изд-во АН СССР, 167—277).
Haldane J. B. S. 1924—1934. A mathematical theory of natural and artificial selection. I—X.— Proc. Cambridge Philos. Soc., 23, 26, 27, 28.
Haldane J. B. S. 1932. The causes of evolution. New York — London, Harper (см. также: *Холдэн Дж.* 1935. Факторы эволюции. М., Биомедгиз).
Haldane J. B. S. 1936. Primary and secondary effects of natural selections.— Proc. Roy, Soc. London, B, 121, 67.
Haldane J. B. S. 1948. The theory of a cline.— J. Genet., 48, p. 277—284.
Haldane J. B. S. 1949. Rates of evolution.— Evolution, 3, 51.
Haldane J. B. S. 1953. Animal populations and their regulation.— New Biol., 15, p. 9—24.
Haldane J. B. S. 1954. The statics of evolution.— In: Evolution as process.— London, Methuen, p. 109—122.
Haldane J. B. S. 1959. The theory of natural selection to-day.— Nature, 183, 4663, p. 710—713.
Hardy G. H. 1908. Mendelian proportions in a mixed population.— Science, 28, 49—50.
Harland S. C. 1936. The genetical conceptions of the species.— Biol. Revs Cambridge Philos. Soc., II, 81—112. (см. также: *Харланд С. Е.* 1937. Генетическая концепция вида.— Успехи совр. биол., 6, с. 33—47).
Harland S. C., Atteck O. M. 1933. Breeding experiments with biological races of *Trichogramma minutum* in the West Indies.— Z. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre, 64, 54—76.
Harnly M. H., Harnly M. L. 1936. The effects of the gene on growth and differentiations as shown by the temperature responses of pennant and its heterozygote in *Drosophila melanogaster*.— J. Exper. Zool., 74.
Harris L. C. 1975. An axiomatic interpretation of the neodarwinian theory of evolution.— In: Perspectives in Biology and Medicine, 18, p. 179—184.
Heinicke F. 1898. Die Naturgeschichte des Herings.— Abhandl. Seefisch — Vereins, 2, S. 1—178.
Heitz E., Bauer H. 1933. Beweise für die Chromosomennature der Kernschleifen in den Knauelkernen von *Bibio hortulanus* L.— Z. Zellforsch., 17, 67.
Henningsmoen G. 1964. Zig-zag evolution.— Norsk geol. tidsskr., 44, 3, S. 341—352.
Hershkovitz Ph. 1969. The evolution of mammals on southern continents.— Quart. Rev. Biol., 44, 1, p. 1—70.
Hinde R. A. 1959. Behavior and speciation in birds and lower vertebrates.— Biol. Revs, 34, p. 85—128.
Hobart M., Smith. 1969. Parapatry: sympatry or allopatry? — Syst. Zool., 18, 2, p. 254—255.
Hogben L. 1940. Problems of the origin of species.— In: The new systematics. Oxford, Methuen, p. 269—286.

Hubbs C. L. 1955. Hybridization between gish species in nature.— Syst. Zool., 4, p. 1—20.
Huxley J. S. 1912. The individual in the animal kingdom. Cambridge.
Huxley J. S. 1927. Discontinuonus variation and heterogeny in *Forticula*.— J. Genet., 17, 309—327.
Huxley J. S. 1939a. Clines an auxillary method in taxonomy.— Bijdr. dierkunde, 27, 491.
Huxley J. S. 1939b. Ecology and taxonomic differentiation.— J. Ecol., 27, 408.
Huxley J. S. 1940. Towards the new systematics.— In: The New Systematics. London, Methuen, p. 1—46.
Huxley J. S. 1957. The three types of evolutionary process.— Nature, 180, 454.
Huxley J. S. 1958. Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades.— Uppsala Univ. Årsskrift, 6, 21.
Huxley J. S. 1962. Higher and lower organization in evolution.— J. Roy. College Surg. Edinburgh, 7, 163.
Huxley J. S. (ed.). 1974. Evolution. The modern synthesis. London, Allen and Unwin.
Inger R. F., Voris H. K., Voris H. H. 1974. Genetic variation and population ecology of some southeast Asian frogs of the genera *Bufo* and *Rana*.— Biochem. Genet., 12, 2, p. 121—145.
Ives P. T. 1950. The importance of the mutation rate in evolution.— Evolution, 4, 236.
Jackson C. H. 1939. The analysis of an animal population.— J. Animal Ecol., 3.
Jardine N. 1967. The concept of homology in biology.— Brit. J. Philos. Sci., 18, p. 125—139.
Jarvik E. 1960. Theories de l'evolution vértébrés. Paris, Masson.
Johannsen W. 1909. Elemente der exacten Erblichkeitslehre. Jena, Fischer.
Johnson B. 1927. Preliminary experimental studies on mice.— J. Mammal., 3.
Johnson N. K. 1963. Biosystematics of sibling species of flycatchers in the *Empidonax hammondii — oberholseri — wirtghtii* complex.— Univ. California Publ. Zool., 66, p. 79—238.
Johnston R. F. 1969. Character variation and adaptation in European sparrows.— Syst. Zool., 18, p. 206—231.
Johnston R. F., Selander R. K. 1971. Evolution in the house sparrow.— Evolution, 25, 1, 1—28.
Jones J. S. 1973. The genetic structure of a southern peripheral population of the snail nemoralis.— Proc. Roy. Soc. London, B, 183, 1073, 371—384.
Kalela O. 1940. Über die Einwanderung und Verbreitung des Iltis in Finnland.— Ann. Acad. Sci. Fennica, A, 54, 6.
Kalmus H. 1957. Variation and heridity.— London, Routledge.
Keast A. 1961. Bird speciation on the Australian continent.— Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll., 123, 305—495.
Kerkis J. 1933. Development of gonads in hybrids between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*.— J. Exper. Zool., 66, 477.
Kettlewell H. B. D. 1955. Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera.— Heredity, 10, 323—342.
Kettlewell H. B. D. 1973. The evolution of melanism. Oxford.
Kettlewell H. B. D., Berry R. J. 1969. Gene flow in a cline.— Heredity, 24, 1, 1—14.
King M. C., Wilson A. C. 1975. Evolution at two levels: molecular similarities and biological differences between humans and shimpanzees.— Science, 188, p. 107—116.
Kinsey A. C. 1937a. Supra-specific variation in nature and in classification from the viewpoint of zoology.— Amer. Naturalist, 71, p. 206—222.
Kinsey A. C. 1937b. An evolutionaty analysis of insular and continental species.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 23, p. 5—11.
Kleinenberg N. 1886. Die Entstehung der Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*.— Z. wiss. Zool., 44, S. 1—227.
Kleinschmidt O. 1926. Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Halle.

Kleinschmidt O. 1930. The Formenkreis theory and the progress of organic world. London.
Knight G. R., Robertson A., Waddington C. H. 1956. Selection for sexual isolation within a species.— Evolution, **10**, 14—22.
Köhler W. 1940. Zur Frage der Rassen- und Artbildung bei Schmetterlingen.— Sitzber. Ges., Morphol. Physiol. München, 49, 1.
Korobitsyna K. V., Nadler C. F., Vorontsov N. N., Hoffmann R. S. 1974. Chromosomes of the Siberian snow sheep, *Ovis nivicola*, and implications concerning the origin of amphiberingian wild sheep (subgenus *Pachyceros*).— Quart. Res., 4, p. 235—245.
Kral B., Lyapunova E. A. 1975. Karyotypes of 46-chromosome *Microtus arvalis*.— Zool listy, **24**, 1, 1—11.
Kramer G., Mertens R. 1938. Rassenbildung bei west-istrianischen Inseleidechsen in Abhangigkeit von Isolierungsalter und Arealgrosse.— Arch. Naturgesch., **7**, 189.
Kronig F. 1940. Jagdtierkunde.— In: Handbuch der Deutschen Jagd. Berlin.
Kühn A. 1934. Über den biologischen Wert von Mutationsrassen.— Forsch. und Forster, **10**.
Kühn A. 1956. Entwicklungsphysiologie. Berlin, Springer.
Kühn A., Henke K. 1929. Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte *Ephestia kuehniella*. VIII — XII.— Abhandl. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl., **15**, 2.
Kurten B. 1964. The evolution of the polar beer, *Ursus maritimus* Phipps.— Acta zool. fennica, **108**, 1—30.
Kurten B. 1965. On the evolution of the European wild cat, *Felis silvestris* Schreber.— Acta zool. fennica, **111**, 1—29.
Kurten B. 1972. The «half-life» concept in evolution illustrated from various mammalian groups.— In: Calibration of Hominoid evolution. W. W. Bishop, J. A. Miller (Eds). N. Y., Scottish Acad. Press, p. 187—194.
Kuznicki L., Urbanek A. 1967. Zasady nauki o ewolucji. I, II. Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
Lack D. 1955. The natural regulation of animal numbers. Oxford (см. также: *Д. Лэк.* 1957. Численность животных и ее регуляция в природе. М., ИЛ).
Lack D. 1971. Ecological isolation in birds.— Oxford.
Lamarck J. 1809. Philosophie zoologique. 1—2. Paris (см. также: *Ламарк Ж. Б.* 1955. Избранные произведения, I. М., Изд-во АН СССР).
Lamotte M. 1959. Polymorphism of natural populations of *Cepaea nemoralis*.— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., **24**, p. 65—86.
Lattin G. 1939. Über die Evolution der Hohlentiercharakter.— Sitzber. Ges. Naturforsch. Freunde, Berlin.
Lerner J. M. 1950. Population genetics and animal improvement.— Cambridge Univ. Press.
L'Heritier Ph. 1932. Comparison de eing lignées de *Drosophila* en equilibre.— Compt. rend. Soc. biol., **III**, 982.
L'Heritier Ph. 1934. Génétique et evolution. Paris.
L'Heritier Ph., Teissier G. 1933. Etude d'une population de *Drosophila* en equilibre.— C. r. Acad. sci. Paris, 197, 1765.
L'Heritier Ph., Teissier G. 1934. Une expérience de selection naturelle.— Compt. rend. Soc. biol., 117, 1049.
L'Heritier Ph., Teissier G. 1936. Elimination des formes mutantes dans les populations de *Drosophila*.— Compt. rend. Soc. biol., **124**, 881.
Levin D. C. 1970. Reinforcement of reproductive isolation: plants versus animals.— Amer. Naturalist, **104**, p. 571—581.
Lewis H. 1962. Catastrophic selection as a factor in speciation.— Evolution, **16**, p. 257—271.
Lewis H. 1966. Speciation in flowering plants.— Science, **152**, p. 167—172.
Lewontin R. C. 1967. Population genetics.— Annual Rev. Genet., **1**, 37—70.
Lewontin R. C. 1975. Genetical basis of evolutionary processes. N. Y., Harvard Univ. Press. (см. также: *Левонтин Р. К.* 1977. Генетическая основа эволюционного процесса. М., «Мир»).

Lewontin R. C., Dunn L. C. 1960. The evolutionary dynamics of a polymorphism in the house mouse.— Genetics, 45, p. 705—722.
Lewontin R. C., Hubby J. L. 1966. A molecular approach to the study of genetic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophilla pseudoobscura*.— Genetics, 54, p. 595—609.
Li C. C. 1955. The stability of an equilibrium and average fitness of a population.— Amer. Naturalist, 89, 281, 296.
Linnaeus C. 1751. Philosophia botanica. Stockholmiae (см. также: *Линней К.* 1804—1805. Система природы, 1—2, СПб.).
Littlejohn M. J. 1959. Call differentiation in a complex of seven species of *Crinia* (Anura, Leptodactylidae).— Evolution, 13, 4, p. 452—468.
Lotka A. J. 1945. Population analysis as a chapter in the mathematical theory of evolution.— In: Essays on Growth and Form: *W. E. Le Gros Clark* and *P. B. Medawar* (Eds). Oxford.
Lotka A. J. 1959. Elements of mathematical biology. London, Dover.
Löve A. 1965. The evolutionary framework of the biological species concept.— Genetics Today, II, p. 409—414.
Ludwig W. 1940. Selektion und Stammesentwicklung.— Naturwissenschaften, 28, 689.
Ludwig W. 1943. Die Selektiontheorie.— In: Die Evolution der Organismen. Heberer (Ed.), Jena, Fischer.
Luers H. 1939. Zur vergleichenden Genetik der *Drosophila*-Arten.— Verhandl. 7. Internat. Kongr. Entomol. Berlin, 2, 987.
Lyapunova E. A., Vorontsov N. N., Martynova L. Ja. 1974. Cytogenetical differentiation of burrowing mammals in the Palaearctic.— Symposium theriologicum, v. II. *J. Kratochvil* (Ed.). Praha, Academia, p. 203—215.
Macarthur R. H., Wilson E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton.
MacClusrey J., Oliver Th. J., Freedman L., Hunt E. 1974. Evolutionary divergences between populations of Australian wild rabbits.— Nature, 249, 5454, p. 278—279.
MacKinney Ch. O., Selander R. K., Johnson W. E., Yang S. Y. 1972. Genetic variation in side-blotched lizard (*Uta stansburiana*).— In: Studies in Genetics.— Univ. Texas Publ., 7, 7213, p. 308—318.
Macpherson A. H. 1965. The origin of diversity in mammals of the Canadian arctic tundra.— Syst. Zool., 14, 3, p. 153—173.
Margulis L. 1971. Symbiosis and evolution.— Scient. Amer., 225, 2, p. 49—57.
Marinkovic D., Matejic T., Guc M., Pantovic M. 1972. Geneticka varijabilnost i normalna distribucija za fertilnost individuakod *Drosophila melanogaster*.— Arch. Biol. Nauka, 24, 1—2, 13—18.
Mather K. 1941. Variation and selection of polygenic characters.— J. Genet., 41, 159.
Mather K. 1973. Genetic structure of populations. N. Y. Chapman and Hall, p. 1—197.
Matthey R. 1969. Les chromosomes et l'évolution chromosomique des mammiferes.— En: Traité de Zoologie, t. XVI, fasc. VI. Ed. Masson, Paris, p. 855—909.
Maxson L. R., Wilson A. C. 1975. Albumin evolution and organismal evolution in tree frogs (Hylidae).— Syst. Zool., 24, 1, p. 1—15.
Mayr E. 1944. Systematics and the origin of species. N. Y., Columbia Univ. Press (см. также: *Майр Э.* 1947. Систематика и происхождение видов. М., ИЛ).
Mayr E. 1954. Change of genetic environment and evolution.— In: Evolution as a Process. *J. Huxley* (Ed.). London, Allen and Unwin, p. 157—180.
Mayr E. 1956. Geographical character gradients and climatic adaptation.— Evolution, 10, 1, 105—108.
Mayr E. 1963. Animal species and evolution. N. Y., Harvard Univ. Press (см. также: *Майр Э.* 1968. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир»).

Mayr E. 1965. Numerical phenetics and taxonomyc theory.— Syst. Zool., **14**, p. 73—97.
Mayr E. 1969. Grundgedanken der Evolutionsbiologie.— Naturwissenschaften. **65**, 8, S. 392—397.
Meise W. 1928. Rassenkreuzungen an den Arealgrenzen.— Verhandl. Dtsch. zool. Ges., **32**, S. 96—105.
Meise W. 1936. Zur Systematik und Verbreitungsgeschichte der Haus- und Weidensperlinge, *Passer domesticus* und *P. hispaniolensis*.— J. Ornitol., **84**, S. 631—672.
Mehnert E. 1897. Kainogenesis als Ausdruk differenter phylogenetischen Energien. Jena, G. Fisher Verl.
Mendel G. J., 1865. Versuche über Pflanzenhybriden.— Verhandl. naturforsch. Vereins Brünn, 4.
Metz C. W., Moses M. S., Mason E. D. 1923. Genetic studies on *Drosophila virilis* with consideration on genetics of other species of *Drosophila*.— Carnegie Inst. Wash. Publ., 328.
Meyer M., Jordan M., Walknowska J. 1967. A karyosystematic study of some *Microtus* species.— Folia biol. (Krakow), **15**, 3, p. 251—264.
Mohr E. 1930. Zur Kenntnis der Schneemaus, *Chionomys nivalis*.— Z. Saugetierkunde, **4**, S. 193—206.
Morgan T. H. 1903. Evolution and adaptation. N. Y.
Morgan T. H., Briges C. B., Sturtevant A. H. 1925. The genetics of *Drosophila*.— Bibl. genet., 2, 1.
Moynihan M. 1968. Social mimicry; character convergence versus character displacement.— Evolution, **22**, 3, p. 315—331.
Muller Fr. 1864. Für Darwin. Leipzig (русск. перев.: *Мюллер Ф.* За Дарвина.— В кн.: *Мюллер Ф., Геккель Э.* 1940. Основной биогенетический закон. М.— Л., Изд-во АН СССР).
Muller H. J. 1918. Genetic variability, twin hybrids and constant hybrids in case of balances lethal factors in *Drosophila*.— Genetics, **3**, p. 422—446.
Muller H. J. 1929. The method of evolution.— Sci. Monthly, **29**, 481—486.
Muller H. J. 1936. On the variability of the mixed races.— Amer. Naturalist, **70**, p. 409—443.
Muller H. J. 1939. Reversibility in evolution considered from the standpoint of genetics.— Biol. Revs Cambridge Philos. Soc., **14**, p. 261—278.
Muller H. J. 1940. Bearing in the *Drosophila* work on systematics.— In: The New Systematics. *Huxley J.* (Ed.). Oxford. Clarendon Press, p. 185—268.
Muntzing A. 1936. The evolutionary significance of autopolyploidy.— Hereditas, **21**, p. 263—279.
Muntzing A. 1960. Outlines to a genetic monograph of the genus *Galeopsis*.— Hereditas, **43**, p. 185—341.
Nei M. 1972. Genetic distance between populations.— Amer. Naturalist, **106**, p. 283—291.
Nevo E. 1973. Adaptive colour polymorphism in cricket frogs.— Evolution, **21**, 1, p. 353—367.
Nevo E., Naftali G., Guttman R. 1975. Aggression patterns and speciation.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, **72**, 8, p. 3250—3254.
Nyberg D. 1975. Evolution of sex.— J. Theor. Biol., **50**, 2, p. 429—436.
Odum E. P. 1969. The strategy of ecosystem development.— Science, **164**, p. 262—270.
Olson E. C. 1971. Vertebrate paleozoology. N. Y., J. Wiley and Sons Co., p. 1—839.
Osborn H. F. 1915. Origine of single characters as observed in fossil and living animals and plants.— Amer. Naturalist, **49**, 580, p. 193—259.
Packard G. C. 1967. House sparrows: evolution of populations from the Great Plains and Colorado Rockies.— Syst. Zool., **16**, 73—78.
Painter T. S. 1934. Salivary chromosomes and the attack on the gene.— J. Hered.. **23**, p. 463—478.

Park T. 1937. Experimental studies of insect populations.— Amer. Naturalist, 71, 21—49.
Patau K. 1935. Chromosomenmorphologie bei *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans* und ihre genetische Bedeutung.— Naturwissenschaften, 23, 537—546.
Patau K. 1939. Die mathematische Analyse der Evolutionsvorgange.— Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 76, S. 220—226.
Patterson J. T., Stone W. S., Griffin A. B. 1940. Evolution in the *virilis*-group of *Drosophila*.— Univ. Texas Publ., 4032, 218—250.
Patton J. 1969. Chromosome evolution in the pocket mouse, *Perognathus goldmani* Osgood.— Evolution, 23, 4, p. 645—662.
Patton J. L. 1972. Patterns of geographic variation in karyotype in the pocket gopher, *Thomomys bottae* (Eydoux and Gervais).— Evolution, 26, p. 574—586.
Patton J. L., Dingman R. E. 1970. Chromosome studies of pocket gophers, genus *Thomomys*. II. Variation in *T. bottae* in the American southwest.— Cytogenetics, 9, p. 139—151.
Paulson D. R. 1973. Predator polymorphism and apostatic selection.— Evolution, 27, 2, p. 269—277.
Payne F. 1921. Selection for high and low bristle number in the mutant strain «reduced».— Genetics, 6, p. 501—518.
Pearl R. 1927. The growth of populations.— Quart. Rev. Biol., 2, p. 532—574.
Pearson K. K. 1904. On a generalized theory of alternative inheritance.— Trans. Roy. Philos. Soc., A, 203, p. 53—79.
Petras M. L. 1967. Studies of natural populations of *Mus*. II. Polymorphism at the T-locus.— Evolution, 21, 3, 466—476.
Pictet A. 1936. La zoogéographie expérimentale dans ses rapports avec la génétique.— Mem. Mus. Hist. Natur. Belg., 2, 3, 233—282.
Pimentel D., Smith G. J. C., Soans J. 1967. A population model of sympatric speciation.— Amer. Naturalist, 101, 922, p. 493—504.
Pitelka F. A. 1951. Speciation and ecologie distribution in American jays of the genus *Aphelocoma*.— Univ. Calif. Publ., Zool., 50, p. 195—464.
Pittendrigh C. S. 1958. Adaptation, natural selection and behaviour.— In: Behaviour and evolution. *A. Roe* and *G. G. Simpson* (Eds). New Haven.
Plate L. 1912. Prinzipen der Systematik mit besonderet Berücksichtigung des Systems der Tiere.— In: Die Kultur der Gegenwart, 4, 4, S. 92—164.
Plate L. 1913. Selektionsprinzip und Problem der Artbildung. Leipzig, Berlin.
Plate L. 1925. Die Abstammungslehre. Jena, G. Fisher Verl. (см. также: *Плате Л.* 1928. Эволюционная теория. М., ГИЗ).
Plough H. H., Ives P. T., Child G. P. 1939. Mutazioni letali e d'altro tipo in populationi di Drosophila melanogaster libere in nature.— Sci. Genet., 1, p. 247—264.
Pomini F. P. 1940. Contributi alla conoscenza delle *Drosophili* Europe I.— Boll. Ist. Univ. Bologna, 12, S. 145—178.
Power D. M. 1970. Geographic variation on red-winged blackbirds in Central North America.— Univ. Kansas Publ., 19, 1, 1—83.
Power D. M. 1971. Evolution of the house finch on Santa Cruz Island, California.— Canad. J. Zool., 49, 5, p. 675—684.
Prakash S. R., Lewontin R. C., Hubby J. L. 1969. A molecular approach to the study of genetic geterozygosity in natural populations. IV. Patterns of genic variation in central, marginal and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura*.— Genetics, 61, p. 841—858.
Rajewsky B. N., Timofeeff-Ressovsky N. W. 1939. Hohenstrahlung und die Mutationstate von *Drosophila melanogaster*.— Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 77, p. 488—498.
Rausch R., Rausch V. 1972. Observations on chromosomes of *Dicrostonyx torquatus stevensoni* Nelson and chromosomal diversity of varying lemmings.— Z. Säugetierkunde, 37, 6, p. 372—384.

Reig O. A., Kiblisky P. 1969. Chromosome multiformity in the genus *Ctenomys* (Rodentia, Octodontidae).— Chromosoma (Berl.), 28, p. 211—244.
Reinig W. E. 1935. Über die Bedeutung der individuallen Variabilität für die Entstehung geographischen Rassen.— Sitzber. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin, 50.
Reinig W. E. 1937. Elimination and Selection. Jena, G. Fisher Verl.
Reinig W. E. 1938. Die Holarctis. Jena, G. Fisher Verl.
Reinig W. E. 1939. Die genetisch-chorologischen Grundlagen der gerichteten geographischen Variabilitat.— Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 76, p. 260—279.
Remane A. 1956. Die Grundlagen des naturlichen Systems der vergleichenden Anatomie und Systematik. Leipzig.
Rendel J. M., Sheldon B. L. 1960. Selection for canalizatiόn of the scute phenotype. II.— Amer. Naturalist, 100, 13—31.
Rensch B. 1929. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin, Borntraeger Verl.
Rensch B. 1954. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart, Enke Verl.
Rensch B. 1959. Evolution above the species level. London, Methuen — N. Y., Columbia Univ. Press.
Rensch B. 1971. Die phylogenetischen Abwandlungen der Ontogenesen.— In: Die Evolution der Organismen, II, 2. G. Heberer (ed.), Stuttgart, G. Fisher Verl., S. 1—28.
Rensch B. 1974. Polynomistic determination of biological processes.— In: Studies in the philosophy of biology. Fr. J. Ayala, and Th. Dobzhansky (Eds). London, McMillan Press Ltd, p. 241—258.
Ribble D. W. 1973. Hybridization between three species of andren bees.— Ann. Entomol. Soc. America, 66, 6, p. 1281—1286.
Rising J. D. 1970. Morphological variation and evolution in some North American orioles.— Syst. Zool., 19, 4, p. 315—351.
Robertson A. 1968. The spectrum of genetic cariation.— In: Population biology and evolution. *R. C. Lewontin* (Ed.). Syracuse, N. Y. Syracuse Univ. Press, p. 5—16.
Robson G. C., Richards O. W. 1936. The variation of animals in nature. London, Longmans-Green Co.
Romer A. S. 1966. Vertebrate paleontology. 4th ed. N. Y., Acad. Press.
Rosa D. 1903. Die progressive Reduction der Variabilität und ihre Beziehun- zum Aussterben und zur Enstehung der Arten. Jena, G. Fisher Verl.
Salomonsen F. 1955. The evolutionary significance of bird migration.— Dansk. Biol. Medd., 22, 1—62.
Sammalisto L. 1971. Gene flow between the yellow-headed and grey-headed populations of the yellow wagtail (*Motacilla flava — M. lutea*) complex.— Suomalais. tiedeakat. toimituks. A IV, 182, 1—9.
Scali V. 1972. Spot-distribution in *Maniola jurtina*: Tuscan archipelago, 1968—1970.— Heredity, 29, 1, 25—36.
Schindewolf O. 1936. Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Berlin, Borntraeger Verl.
Schort L. 1972. Hybridization, taxonomy and avian evolution.— Ann. Mussouri Bot. Garden, 59, 3, 447—453.
Schwerdfreger F. 1941. Über die Ursachen des Massenwechsel der Insekten.— Z. angew. Entomol., 28, 254—301.
Schwerdtfreger F. 1968. Okologie der Tiere. II. Demokologie. Structur und Dynamik tierischer Populationen. Hamburg, Berlin, P. Parey Verl., S. 1—448.
Seiler J. 1923. Geschlechtchromosomenuntersuchungen and Psychiden. IV. Die Parthenogenese der Psychiden.— Z. Abstammungs- und Vererbungslehre, 31, 1.
Seiler J. 1946. Die Verbreitungsgebiete der verschiedenen Rassen von *Solenobia triquetrella* (Psychiidae) in der Schweiz.— Rev. suisse zool., 53, 529—533.
Selander R. K. Bahaviour and genetic variation in natural populations.— Amer. Zoologist, 10, 1, 53—66.

Selander R. K., Johnson W. E. 1973. Genetic variation among vertebrate species.— Annual Rev. Ecol. Syst., 4, 75—91.
Serafinski W. 1968. Ecological structure of the species in mammals. II.— Ecol. polska, A16, 8, 193—211.
Sexton E. W., Clark A. R. 1936. Heterozygotes in a wild populations of *Gammarus chevreuxi* Sexton.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 21, 319—327.
Sheppard P. M. 1952. Natural selection in two colonies of the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*.— Heredity, 6, 233—238.
Sheppard P. M. 1958 (1967). Natural selection and heredity. London, Hutchinson Univ. Libr. (см. также: *Шеппард Ф.* 1970. Естественный отбор и наследственность. М., «Просвещение»).
Sibley C. G. 1961. Hybridization and isolating mechanisms.— In: Vertebrate speciation. *W. F. Blair* (Ed.). Austin, Univ. Texas Press, p. 69—88.
Simpson G. G. 1944. Tempo and modes in evolution. N. Y., Columbia Univ. Press (см. также: *Симпсон Дж. Г.* 1948. Темпы и формы эволюции. М., ИЛ).
Simpson G. G. 1949. The meaning of evolution. Oxford, Oxford Univ. Press.
Simpson G. G. 1953. The major features of evolution. N. Y., Columbia Univ. Press.
Simpson G. G. 1961. Principles of animal taxonomy. N. Y., Columbia Univ. Press.
Simpson G. G. 1969. The present status of the theory of evolution.— Proc. Roy. Soc. Victoria, 82, 2, 149—160.
Slobodkin L. B. 1961. Growth and regulation of animal populations. N. Y., Holt, Reinehart and Winston.
Slobodkin L. B. 1968. Towards a predictive theory of evolution.— In: Population biology and evolution. *R. C. Lewontin* (Ed.). Syracuse, Syracuse Univ. Press, p. 317—340.
Smith J. M. 1960. Continuous, quantized and modal variation.— Proc. Roy. Soc. London, B, 152, 397—409.
Smith J. M. 1966. Sympatric speciation.— Amer. Naturalist, 100, 637—650.
Smith N. B. 1966. Evolution of some Arctic gulls (*Larus*); an experimental study of isolating mechanisms.— Ornithol. Monogr., N 4, Amer. Ornithol. Union.
Sneath P. H. A., Sokal R. R. 1972. Numerical taxonomy: The principles and practice of numerical classification. San Francisco. W. H. Freeman Co.
Snow D. W. 1954. Trends in geographical varaition in palaearctic members of the genus *Parus*.— Evolution, 8, 1, 19—28.
Sokal R. R. 1961. Distance as a measure of taxonomic similarity.— Syst. Zool., 10, 1, 70—79.
Sokal R. R. 1966. Numerical taxonomy.— Scient. Amer., 215, 6, 106—116.
Soldatović B., Savić I. 1974. The karyotype forms of the genus *Spalax* Güld. in Jugoslavia and their areas of distribution.— In: Symposium theriologicum, II. *J. Kratochvil* (Ed.). Praha, Academia, p. 125—130.
Sonneborn T. M. 1957. Breeding systems, reproductive methods, and species problem in Protozoa.— In: The species problem. *E. Mayr* (Ed.).— Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ., N 50, 155—324.
Soulé M. 1966. Trends in the insular radiation of a lizards.— Amer. Naturalist, 100, 47—64.
Soulé M. 1967. Phenetics of natural populations.— Evolution, 21, 5, 584—591.
Soulé M. 1971. The variation problem: the gene flow-variation hypotesis.— Taxon, 20, 37—50.
Soulé M. 1973. The epistatic cycle: a theory of marginal populations.— Annual Rev. Ecol. Syst., 4, 165—187.
Southern H. N. 1954. Mimicry in cuckoo's eggs.— In: Evolutions as a process. *J. Huxley* (Ed.). London, Allen and Unwin Co, p. 218—232.
Spassky B. 1957. Morphological differences between sibling species of *Drosophila*.— Univ. Texas Publ., 5721, 48—61.
Spencer W. P. 1940. Levels of divergency in *Drosophila speciation*.— Amer. Naturalist, 74, 299—319.
Spooner G. M. 1932. An experimental of breeding wild pairs of *Gammarus chevreuxi*.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., 18, 337—354.

Stalker H. D. 1941. Sexual isolation in the *virilis*-complex of Drosophila.— Genetics, 26, 170—196.
Stammer H. J. 1938. Ziele and Aufgaben tiergeographisch-ökologischen Untersuchungen in Deutschland.— Verhandl. Dtsch. zool. Ges., 40, 91—108.
Stebbins G. L. 1949. Rates of evolution in plants.— In: Genetics, paleontology and evolution. *G. L. Jepsen, G. G. Simpson, E. Mayr* (Eds). N. Y., Princeton Univ. Press, p. 229—242.
Stebbins G. L. 1950. Variation and evolution in plants. N. Y.
Stebbins G. L. 1966. Process of organic evolution. New Jersey, Printice-Hall Co.
Stebbins G. L. 1969. The significance of hybridization for plant evolution and taxonomy.— Taxon, 18, 1, 26—35.
Stebbins G. L. 1973. Adaptive radiation and the origin of form in earliest multinuclear organisms.— Syst. Zool., 22, 4, 478—485.
Stein G. H. W. 1950. Grossenvariabilität und Rassenbildung bei *Talpa europea.* L.— Zool. Jahrb. (Syst.), 79, 321—349.
Steiner H. 1936. Interspecific sterility.— Amer. Naturalist, 70.
Steininger F. 1938. Die genetische, tierphysiologische und ökologische Seite der Mimikry.— Z. angew. Entomol., 25, 461—489.
Stern K. 1936. Interspecific sterility.— Amer. Naturalist, 70, 123—143.
Stern K. 1938. Control of a species-difference by means of difference in an inductor.— Nature, 142, 158—161.
Stone W. S. 1941. Studies in *Drosophila* speciation. V. Mutations in wild strains of *D. virilis.*— Genetics, 26, 171—194.
Stone W. S., Wheeler M. R., Spenser W. P., Wilson F. D., Neuenschwander J. T., Gregg T. G., Seecof R. L., Ward C. L. 1957. Genetic studies of irradiated natural populations of *Drosophila.*— Univ. Texts Publ., 5721, 260—316.
Storer T. J., Gregory P. W. 1934. Colour abberation in the pockea gopher and their genetic explanation.— J. Mammal., 15, 300—308.
Strasburger E. H. 1936. Über Storungen der Entwicklung bei Kreuzungen von *Epilachna chrysomelina* F. mit *Epilachna capensis* Thunb.— Z. indukt. Abstammungs- und Vererbengslehre, 71, 538—557.
Straw R. M. 1955. Hybridization, homogamy and sympatric speciation.— Evolution, 9, 3, 441—444.
Streams F. A., Pimentel D. 1961. Effects of immigration on the evolution of populations.— Amer. Naturalist, 95, 201—210.
Stresemann E., Timofeeff-Ressovsky N. 1947. Artenstehung in geographischen Formenkreisen. I. Der Formenkreis *Larus argentatus-cachinans-fuscus.*— Biol. Zbl., 66, 3—4, 57—81.
Stubbe H. 1937. Spontane und strahleninduzierte Mutabilität. Leipzig.
Stubbe H. 1938. Genmutationen. I. Allgemeiner Teil.— In: Handbuch Vererbungslehre. Berlin.
Stubbe H. 1959. Consideration on the genetical and evolutionary aspects of some mutant of *Hordeum, Glycine, Lycopersicon* and *Antirrhinum.*— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., 24, 31—40.
Sturtevant A. H. 1915. Experiments on sex-recognition and the problem of sexual selection in *Drosophila.*— J. Anim. Behaviour, 5, 351—369.
Sturtevant A. H. 1918. An analysis of effect of selection.— Carnegie Inst. Wash. Publ., 264.
Sturtevant A. H. 1937. Essays on evolution. I. On the effect of selection on mutation rate.— Quart. Rev. Biol., 12, 464—473.
Sturtevant A. H. 1938. Essay on evolution. III. On the origin of interspecific sterility.— Quart. Rev. Biol., 13, 333—365.
Sturtevant A. H., Dobzhansky Th. 1936. Geographical distribution and cytology of sex-rations in *Drosophila pseudoobscura.*— Genetics, 21, 473—484.
Sturtevant A. H., Dobzhansky Th. 1936a. Inversion in the third chromosome of wild race of *Drosophila pseudoobscura* and their use in the history of the species.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 22, 448—457.
Sturtevant A. H., Dobzhansky Th. 1937. Observation on the species related to *Drosophila affinis.*— Amer. Naturalist, 70, 447—458.

Sturtevant A. H., Tan C. C. 1937. The comparative genetics of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila melanogaster*.— J. Genet., 34, 515—539.
Sumner F. B. 1929. The analysis of concrete case of intergradation between two subspecies.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 15, 110—118.
Sumner F. B. 1932. Genetic, distributional and evolutionary studies of subspecies of deer mice (*Peromyscus*).— Bibl. Genet., 9, 1.
Sumner F. B. 1934. Taxonomic distinctions viewed in the light of genetics.— Amer. Naturalist, 68, 137—145.
Suomalainen E. 1940. Beitrage zur Zytologie der partenogenetischen Insection.— Ann. Acad. Sci. Fennicae, 54, 7.
Suomalainen E. 1950. Parthenogenesis in animals.— Ann. Genet., 3, 193—234.
Suomalainen E. 1969. Chromosome evolution in the Lepidoptera.— In: Chromosomes today. 2. *C. D. Darlington, K. A. Lewis* (Eds). Edinburgh, Oliver and Boyd Ltd., p. 132—138.
Sych L. 1966. Correlation of tooth measurements in Leporids. On the significance of the coefficient of correlation in the studies of microevolution.— Acta Theriol., II, 2, 41—54.
Swinnerton H. H. 1932. Unit characters in fossils.— Biol. Rev. and Biol. Proc. Cambridge Philos. Soc., 7, 4—16.
Tan C. C., Li J. C. 1934. Inheritance of the elytral colour patterns of the ladybird beetles *Harmonia axiridis*.— Amer. Naturalist, 68, 252.
Tenenbaum E. 1933. Zur Vererbung des Zeichnungsmusters von *Epilachna chrysomelina*.— Biol. Zbl., 53, 308.
Thaeler Ch. S., Jr. 1972. Taxonomic status of the pocket gophers *Thomomys idahoensis* and *Thomomys pygmaeus* (Rodentia, Geomyodae).— J. Mammal., 53, 3, 417—428.
The Bering land bridge. 1967. *Hopkins D.* (Ed.). Stanford Univ. Press, p. I—IX+1—495.
The new systematics. 1940a. *Huxley J. S.* (Ed.). Oxford, clarendon Press.
The species concept in palaeontology. 1956. *Silvester-Bradley P. C.* (Ed.). Systematic Assoc. Nat. Hist. Mus. London.
Thielcke G. 1970. Bernen von Gesang als möglicher Schrittmacher der Evolution.— Z. zool. System. und Evolutionforsch., 8, 4, 309—320.
Thoday J. M. 1953. Components of fitness.— Sympos. Soc. Exper. Biol. VII (Evolution), 96—115.
Thoday J. M., Gibson J. B. 1962. Isolation by disruptive selection.— Nature, 193, 1164—1166.
Thorpe W. H. 1930. Biological races in insects and allied group.— Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc., 5, 177.
Timofeeff-Ressovsky H. A. 1941. Temperaturmodifikabilität des Zeichnungsmusters bei verschiedenen Populationen von *Epilachna chrysomelina* F.— Biol. Zbl., 61, 68.
Timofeeff-Ressovsky H. A., Timofeeff-Ressovsky N. W. 1927. Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster* — Population.— Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org., 109, 70.
Timofeeff-Ressovsky N. W. 1927a. Studies on the phenotipic manifestation of hereditary factors.— Genetics, 12, 128.
Timofeef-Ressovsky N. W. 1927b. A reverse genovariation in *Drosophila funebris*.— Genetics, 12.
Timofeef-Ressovsky N. W. 1932. Verschiedenheit der normalen Allele der whyte-Serie aus zweigeographisch getrennten Populationen von *Drosophila melanogaster*.— Biol. Zbl., 52, 468.
Timofeeff-Ressovsky N. W. 1932a. Mutations of the gene of different directions.— Proc. 6 Internat. Congr. Genet. I, 308.
Timofeeff-Ressovsky N. W. 1933. Über die relative Vitalität von *Drosophila melanogaster* und *Drosophila funebris* unter verschiedenen Zuchtbedingungen in Zusammenhang mit den Verbreitungsarealen dieser Arten.— Arch. Naturgesch., 2, 285.
Timofeeff-Ressovsky N. W. 1934a. Über die Vitalität einiger Genmutationen und ihrer Kombinationen bei *Drosophila funebris* und ihre Abhangigkeit

vom genotypischen und vom ausseren Milieu.— Z. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre, 66, 319.

Timofeeff-Ressovsky N. W. 1934b. Über den Einfluss des genotypischen Milieus und der Aussenbedingungen auf die Realisation des Genotypes.— Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Biol., 1, 6.

Timofeeff-Ressovsky N. W. 1935a. Über geographische Temperaturrassen bei *Drosophila funebris*.— Arch. Naturgesch., N. F., 4, 245—357.

Timofeeff-Ressovsky N. W. 1935b. Auslösung von Vitalitätsmutationen durch Röntgenbestrahlung bei *Drosophila melanogaster*.— Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Biol., I, II.

Timofeeff-Ressovsky N. W. 1936. Some genetic experiments on relative variability.— Proc. Roy. Soc. London, B, 121, 45.

Timofeeff-Ressovsky N. W. 1937. Experimentalle Mutationforschung in der Vererbungslehre. Dresden und Leipzig. Steinkopff.

Timofeeff-Ressovsky N. W. 1939a. Sulla questione dell isolamento territoriale entro populazioni specifiche.— Sci. Genet., 1, 76—85.

Timofeeff-Ressovsky N. W. 1939b. Genetik und Evolutionforschung.— Verchandl. Dtsch. zool. Ges. Rostock.

Timofeeff-Ressovsky N. W. 1939c. Genetik und Evolution.— Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 76, 1—2, 158—211.

Timofeeff-Ressovsky N. W. 1940. Mutations and geographical variation.— In: The new systematics. *J. S. Huxley* (Ed.). Oxford, p. 73—136.

Timofeeff-Ressovsky N. W. 1940a. Zur Frage über die «Eliminationsregel»: die geographische Grossenvariabilitat von Emberiza aureola Pall.— J. Ornitol., 88, 334.

Timofeeff-Ressovsky N. W. 1940b. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata*. I.— Biol. Zbl., 60, 130.

Timofeeff-Ressovsky N. W. 1940c. Spontane und strahleninduzierte Mutabilität in geographischverscheidenen Stammen von *Drosophila melanogaster*.— Biol. Zbl., 60, 267—274.

Timofeeff-Ressovsky N. W. 1940d. Allgemeine Erscheinungen der Genmanifestierung.— In: Handbuch Erbiol. Mensch. Berlin, I, 32—45.

Timofeeff-Ressovsky N. W. 1941. Mutation als Material der Rassen- und Artbildung. Die Gesundheitsführung, 90.

Timofeeff-Ressovsky N. W., Timofeeff-Ressovsky H. A. 1940. Populations-genetische Versuche an *Drosophila*. I—III.— Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 79, 28—34, 35—42, 44—51.

Timofeeff-Ressovsky N. V., Svirežev J. M. 1972. Populationgenetik und Optimierungsprozesse.— Biol. Zbl., 91, 3—15.

Timofeeff-Ressovsky N. V., Voroncov N. N., Jablokov A. V. 1975. Kurzer Grundriss der Evolutionstheorie. Jena, G. Fisher Verl., S. 1—360.

Timofeeff-Ressovsky N. W., Zarapkin S. R. 1932. Zur Analyse der Formvariationen.— Biol. Zbl., 52, 138—147.

Tinbergen N. 1959. Behaviour, systematics and natural selection.— Amer. Naturalist, 101, 318—330.

Tschetverikov S. S. 1928. Über die genetische Beschaffenheit wilder Populationen.— Verhandl. 5 Internat. Kongr. Genet., 2, 1499—1501.

Turesson G. 1922. The species and varietes as ecological units.— Hereditas, 3, 100—123.

Turesson G. 1930. Genecological units and their classificatory value.— Svensk. bot. tidskr., 24, 511—545.

Turesson G., Turesson B. 1960. Experimental studies in *Hieracium pilosella* L.— J. Hered., 46, 717—736.

Turing A. M. 1952. The chemical basis of morphogenesis.— Philos. Trans. Roy. Soc. London, B, 237, 37—72.

Ullrich J. 1930. Die Bisamratte. Dresden.

Vaisanen R. A. 1969. Evolution of the ringed plover (*Charadius hiaticula* L.) during the last hundred years in Europe.— Ann. Acad. Sci. Fennicae, A IV 149, 1—90.
Van Valen L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche.— Amer. Naturalist, 99, 377—390.
Van Valen L. 1967. Selection in natural populations. 6. Variation genetics and more graphs for estimation.— Evolution, 21, 2, 402—405.
Van Valen L. 1969. Climate and evolutionary rate.— Science, 166, 1656—1658.
Van Valen L. 1973. Are categories in different phyla comparable? — Taxon, 22, 4, 333—373.
Van Valen L. 1974. A natural model for the origin of some high taxa.— J. Herpetol., 8, 2, 109—121.
Van Valen L., Levins R. 1968. The origin of inversion polymorphisms.— Amer. Naturalist, 102, 923, 5—24.
Vandell A. 1934. La parthenogenèse géographique.— Biol. Bull. France — Belg., 64, 419—464.
Voipio P. 1950. Evolution at the population level with special reference to game animals and practical game management.— Papers Game Res., 5, Helsinki, 1—176.
Viopio P. 1952. Subspecific boundaries and genodynamics of population in mammals and birds.— Ann. Zool. Soc. «Vanamo», 15, 1—32.
Volterra V. 1931. Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. Paris, Gautiers.
Volterra V., D'Ancona U. 1935. Les associations biologiques au point de vue mathématique. Paris, Gautiers, p. 1—96.
Vorontsov N. N. 1973. Viruses as a cytogenetic mutagenic factor and their role in speciation of higher animals.— Proc. I Internat. Congr. on Evol. Biol. and Biosystematic. Boulder, 113.
Vries H. de. 1901—1903. Die Mutationstheorie. Leipzig, «Welt», verl.
Vuilleumier Fr. 1973. Rapports entre l'ecologie et la génétique des populations.— Terre et vie. Rev. ecol. appl., 27, 179—231.
Waddington C. H. 1955. On a case of quantitative variation on either side of the wildtype.— Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 87, 208—228.
Waddington C. H. 1960. Experiments in canalizing selection.— Genet. Res., 1, 140—150.
Waddington C. H. 1960a. Evolutionary adaptation.— In: Evolution after Darwin, Chicago, Univ. Chicago Press, p. 381—397.
Waddinghton C. H. 1967. The principle of archetypes in evolution.— Wistar Inst. Sympos. Monogr., 5, 113—115.
Waddington C. H. 1968. Towards a theoretical biology. I. Prolegomena. Birmingham, Aldine Publ. Co. (см. также: *Уоддингтон К.* (ред.). 1970. На пути к теоретической биологии. 1. Пролегомены. М., «Мир», с. 7—181).
Wagner R. P., Mitchell H. K. 1955. Genetics and metabolism. New York — London, J. Wiley and Sons, Inc., Chapman and Hall Ltd. (см. также: *Вагнер Р., Митчелл Г.* 1958. Генетика и обмен веществ. Пер. с англ. М., ИЛ, с. 9—427).
Wahrman J., Goitein R., Nevo F. 1969. Mole rat Spalax: Evolutionary significance of chromosome variation.— Science, 164, p. 82—84.
Wallace B. 1959. Influence of genetic systems on geographic distribution.— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., 24, 193—204.
Wallace B., Srb A. M. 1964. Adaptation. 2nd ed. New Jersey, Prentice Hall.
Warburton F. E. 1967. Increase in the variance of fitness due to selection.— Evolution, 21, 197—198.
Webster F. A., Griffin D. R. 1962. The role of flight membranes in insect capture by bats.— Ecology, 10, 3—4, 332—340.
Weismann A. 1896. Über Germinal-Selection. Jena, G. Fisher Verl.
Weismann A. 1902. Vortrage über Descendenztheorie. Berlin.
Wellington W. C. 1960. Qualitative changes in natural populations during change in abundance.— Canad. J. Zool., 38, 289—314.

Wenz W. 1922. Die Entwicklungsgeschichte der Steinheimer Planorben und ihre Bedeutung für die Deszendenzlehre.— Senkenberg. naturwiss. Ges., 3.
Wettstein F. 1924. Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei Pflanzen.— Naturwissenschaften, 12, 761—779.
Wettstein F. 1937. Die genetische und entwicklungsphysiologische Bedeutung des Cytoplasmas.— Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungshlehre, 73, 349—366.
Wettstein R. 1935. Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig — Wien.
White M. J. D. 1968. Models of speciation.— Science, 159, 1065—1070.
White M. J. D. 1973. Animal cytology and evolution. 3rd ed. London — New York, Cambridge Univ. Press, p. 1—961.
Williams G. C. 1975. Sex and evolution. Ney Jersey, Princeton Univ. Press.
Williams G. C., Koehn K., Mitton J. B. 1973. Genetic differentiation without isolation in the American eel, *Anguilla rostrata*.— Evolution, 27, 2, p. 192—204.
Williamson M. H. 1958. Selection controlling factors and polymorphism.— Amer. Naturalist, 92, p. 329—335.
Wright S. 1931a. Evolution in Mendelian populations.— Genetics, 16, 97—159.
Wright S. 1931b. Statistical theory of evolution.— Statistical J., March suppl., p. 201—208.
Wright S. 1935. Evolution in population in approzimate equilibtium.— J. Genet., 30, p. 257—266.
Wright S. 1937. The distributions of the genes frequensies in populations.— Proc. Acad. Sci. USA, 23, p. 307—320.
Wright S. 1938. Size of populations and breeding structure in relation to evolution.— Science, 87, p. 430—435.
Wright S. 1940. Breeding structure of population in relation to speciation.— Amer. Naturalist, 74, p. 232—239.
Wright S. 1942. Statistical genetics and evolution.— Bull. Amer. Math. Soc., 48, p. 223—246.
Wright S. 1949. Adaptation and selection.— In: Genetics, paleontology and evolution, *E. Mayr, J. Jepsen, G. G. Simpson* (Eds). New Jersey, Princeton Univ. Press, p. 365—378.
Wright S. 1953. Gene and organism.— Amer. Naturalist, 87, 832, 5—18.
Wright S. 1955. Classification of the factors of evolution.— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., 20, 16—25.
Wright S. 1956. Modes of selection.— Amer. Naturalist, 90, 5—18.
Wright S. 1959. Physiological genetics, ecology of populations and natural selection.— Persp. Biol. Med., 3, 107—151.
Yablokov A. V. 1974a. Variability of mammals. Rev. ed. Washington — New Delhi, Smithsonian Inst. Publ., p. 1—350.
Yablokov A. V. 1974b. Population morphology of mammals.— Trans. First Internat. Theriol. Congr., II, 297—298. Moscow, «Nauka».
Yanofsky C. A. 1964. On the colinearity of gene structure and protein structure.— Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., 51, 266—272.
Yosida T. H., Tsuchiya K., Morivaki K. 1971a. Frequency of chromosome polymorphism in *Rattus rattus* collected in Japan.— Chromosoma (Berl.), 33, 30—40.
Yosida T. H., Tsuchiya K., Moriwaki K. 1971b. Karyotypic differences of black rats, *Rattus rattus* collected in various localities of East and Southeast Asia and Oceania.— Chromosoma (Berl.), 33, 252—267.
Zarapkin S. R. 1934. Zur Phaenoanalyse von geographischen Rassen und Arten.— Arch. Naturgesch., 3, 161—187.
Zarapkin S. R. 1937. Phaenoanalyse von einigen Populationen der *Epilachna chrysomelina*.— Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 73, 282—289.
Zarapkin S. R. 1939. Das Divergentzprinzip in der Bestimmung kleinersystimatischer Kategorien.— Verhandl. 7 Internat. Kongr. Enthomol., 2, 494—496.

Zarapkin S. R., Timofeeff-Ressovsky N. W. 1932. Zur Analyse der Formvariationen. II.— Naturwissenschaften, 20, 382—389.
Zimmerman K. 1933. Über Mutationen in wilden Populationen.— Mitt. Zool. Mus. Berlin, **19**, 258—264.
Zimmerman K. 1935. Zur Rassenanalyse der mitteleuropaeschen Feldmäuse.— Arch. Naturgesch., 4, 258—276.
Zimmerman K. 1936. Die geographischen Rassen von *Epilachna chrysomelina* und ihre Beziehungen zu *E. capensis*.— Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, **71**, 527—537.
Zimmerman K. 1937. Die markische Rötelmaus. Analyse einer Population.— Markische Tierwelt, **3**, 24—28.
Zimmermann W. 1953. Evolution. Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse. Freiburg — Munchen, Alber Verl.
Zimmermann W. 1959. Die Phylogenie der Pflanzen, Stuttgart.
Zuckerkandle E. 1965. The evolution of hemoglobin.— Scient. Amer., **212**, 110—118.
Zuckerkandle E., Pauling L. 1965. Evolutionary divergence and convergence in proteins.— In: Evolving genes and proteins, V. *V. Bryson, H. Vogel* (Eds). N. Y., Acad. Press.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

ОГЛАВЛЕНИЕ

Часть III

СОВРЕМЕННАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ОСНОВНЫХ МАКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ЯВЛЕНИЙ

**Николай Владимирович ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ,
Николай Николаевич ВОРОНЦОВ,
Алексей Владимирович ЯБЛОКОВ**

КРАТКИЙ ОЧЕРК ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

*Утверждено к печати
Институтом биологии развития
им. Н. К. Кольцова
Академии наук СССР*

**Редактор издательства *А. М. Гидалевич*
Художник *А. Д. Смеляков*
Художественный редактор *Н. Н. Власик*
Технический редактор *В. И. Зудина*
Корректор *В. Г. Петрова***

Сдано в набор 13/V-1977 г. Подписано к печати 31/VIII-1977
Формат 60×90$^{1}/_{16}$. Бумага типографская № 1
Усл. печ. л. 19,0. Уч.-изд. л. 21,2. Тираж 9000
Т-15428. Тип. зак. 2411. Цена 1 р. 80 к.

Издательство «Наука»
117485 Москва, Профсоюзная ул., 94а

2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10.

ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
25	9 св.	XXI	XVII
	11 св.	XVII	XXI
186	7 св.	*5*	*6*
	8 св.	*6*	*5*
206	Табл. 5 1-я гр. справа	число	число тысяч
218	10 св.	32 пары хромосом	32 хромосомы

Зак. 2411. Н. В. Тимофеев-Ресовский и др.